

UNIVERSITA KARLOVA V PRAZE
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Botanika



BC. PAVLÍNA FOŘTOVÁ

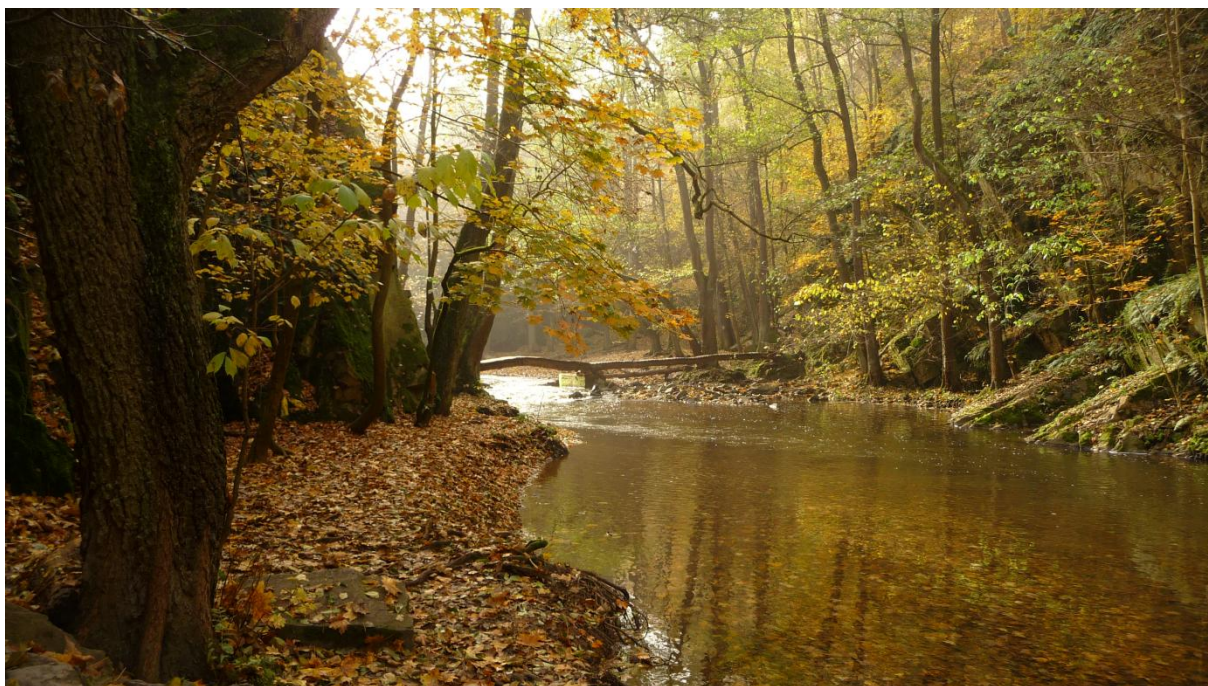
RELATIVNÍ PYLOVÉ PRODUKTIVITY HLAVNÍCH
STŘEDOEVROPSKÝCH DŘEVIN V MODELOVÉM ÚZEMÍ
KŘIVOKLÁTSKO

*RELATIVE POLLEN PRODUCTIVITY ESTIMATES OF MAIN
TREE TAXA OF CENTRAL EUROPE IN MODEL AREA
KŘIVOKLÁTSKO*

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Školitel: Mgr. Vojtěch Abraham, Ph.D.
Konzultant: RNDr. Petr Kuneš, Ph.D.

Praha, 2016



„Nejskvostnější drahokam v české koruně jsou její lesy.“

Jan Adolf Schwarzenberg

(rodinný archiv Schwarzenberský, Kolbek a kol. 2003)

Mé velké díky patří zejména školiteli Vojtěchu Abrahamovi za jeho trpělivost, důvěru, ochotu kdykoli s čímkoli pomoci a cenné rady a připomínky. Děkuji také rodičům za důvěru a neustálou velikou podporu po celou dobu studia, tátovi zvláště za pomoc při dopravě na Křivoklátsko a mapování vegetace a mamce za hlídání Františka. Martinovi děkuji, že byl vždy po ruce a ochotný s čímkoli pomoci, ať už se jednalo o sběr mechových polštářů, vybírání pylových pastí, mapování vegetace, korekturu textů, za jeho trpělivost a citovou podporu. Jirkovi jsem vděčná za rychlou pomoc s překladem abstraktu. Kolektivu Rudolphovy laboratoře pro paleoekologii děkuji za pohodové a podnětné prostředí, zvláště Petrovi za rady a finanční podporu, Markétě za pomoc při určování pylových zrn, Aničce za pomoc v terénu a zajímavé konzultace různých paleoekologických témat, Alici za rady při vaření pylových vzorků a dopravu a doprovod při sbírání mechových polštářů. Oddělení geobotaniky děkuji za zájem, užitečné poznámky a finanční podporu, Heleně Svitavské-Svobodové za cenné, praktické a pohotové rady týkající se pylových pastí, Jeníkovi a Janě za pomoc v terénu a hlídání Františka, společnosti Lesy ČR za poskytnutí lesnických dat, jejich neznámému zaměstnanci za vytáhnutí auta z příkopu, p. Vlastimilu Srpovi z Broum za ochotu a poskytnutí meteorologických dat, Radimovi za pomoc s počítáním při práci s mapami a prvotním výběru lokalit, všem kamarádům za podporu, Karkulce, že mě vždy nakonec dovezla do cíle a Františkovi, že spinkal, a smál se, když jsem to potřebovala.

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci na téma Relativní pylové produktivity hlavních středoevropských dřevin v modelovém území Křivoklátsko zpracovala samostatně, a že jsem uvedla všechny uvedené informační zdroje a literaturu. Tato práce, ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V, dne

Podpis:

Pavλίna Fořtová

Abstrakt

Pylová spektra nacházená v sedimentech umožňují studium změn složení vegetace v minulosti. Tento fakt je podmíněn předpokladem neměnného lineárního vztahu abundance pylu a vegetace, která jej produkuje. Kalibrace tohoto vztahu je experimentálně prováděna na moderních pylových vzorcích a současné vegetaci.

Relativní pylové produktivity (PPE) jsou základními parametry pro převod pylových procentuálních dat do vegetačních. Jejich znalost je nezbytnou podmínkou při realizaci kvantitativních rekonstrukcí vegetace a při simulacích procesů disperze a depozice pylu. Odhad PPE je prováděn pomocí ERV modelu, který opravuje nelineární vztah procentuálních pylových a vegetačních dat zpět na lineární. ERV model odhaduje hodnoty PPE spolu s hodnotami pylového pozadí metodou maximální věrohodnosti.

Znalost PPE dřevin je pro pochopení procesů probíhajících na úrovni krajinného měřítka klíčová. Modelové území Křivoklátska bylo vybráno z důvodů vysoké lesnatosti a druhové bohatosti dřevin. Na 24 lokalitách, určených stratifikovaně náhodným výběrem, byly odebrány mechové polštáře obsahující moderní pylový spad a provedeno detailní mapování vegetace v prstencích v okruhu 200 m od místa sběru mechového polštáře. Relevantní zdrojová oblast pylu (RSAP) byla stanovena v rozmezí 60-140 m, což je ve shodě s předchozími studiemi a simulacemi pro zalesněná území (Sugita 1994, Calcote 1995). V této vzdálenosti, kde se vztah pylu a vegetace již dále nezlepšuje (Sugita 1994), jsou odečítána PPE. PPE byla odhadnuta relativně k referenčnímu taxonu *Quercus* ($PPE=1$). Vyšší PPE než pro *Quercus* vyšla pro *Pinus*, *Betula* a *Alnus*, nižší pro *Fagus*, *Carpinus*, *Fraxinus*, *Ulmus* a *Tilia*. Hodnoty pylového pozadí a pokrytí gradientu hodnot ukazují na spolehlivý odhad PPE zvláště taxonů *Alnus* a *Fagus*. Nicméně PPE hodnoty se od těch, odhadnutých v jiných oblastech Evropy, liší. Jako hlavní důvody rozdílů bylo navrženo používání mechových polštářů jako média pro sedimentaci pylu, volba referenčního taxonu a rozdíly v metodice sběru vegetačních dat.

Klíčová slova: Relativní pylové produktivity, PPE, kvantitativní rekonstrukce vegetace, ERV model, dřeviny, Křivoklátsko

Abstract

Pollen spectra found in sediments enable the research of quantitative changes in vegetation composition in the past. The fact is conditioned upon assumption of unchangeable linear relationship between abundance of pollen and the vegetation that is responsible for its production. Calibration of this relationship is experimentally performed on modern pollen samples and current vegetation.

Relative pollen productivity estimates (PPEs) represents basic parameters for the conversion of proportional pollen data into the vegetational ones. Their knowledge is indispensable for the quantitative vegetation restoration and for the simulating of the processes of pollen dispersion and deposition. PPEs estimation is performed by ERV model which corrects nonlinear relationship of proportional pollen and vegetation data back to the linear relationship. ERV model estimates PPEs values together with values of pollen background by maximum likelihood method.

Knowledge of PPEs of main tree species is crucial for the understanding of processes which takes place on the level of landscape scale. Model area of Křivoklátsko was selected due to its high forest coverage and tree diversity. Twenty-four localities were chosen upon stratified random selection. Moss polsters containing modern pollen loading were taken and detailed vegetation mapping in 200 meters rings from moss polsters was performed. Relevant source area of (RSAP) was determined for the distances of 60-140 meters which is in conformity with previous studies and simulations for wooded areas (Sugita 1994, Calcote 1995). In distance of 60 m where the relationship between pollen and vegetation is no longer getting any better (Sugita 1994) PPEs are deducted. PPE were estimated relatively to reference taxon *Quercus* (PPE=1). *Pinus*, *Betula* and *Alnus* have higher PPE than *Quercus*. *Fagus*, *Carpinus*, *Fraxinus*, *Ulmus* and *Tilia* came out as lower pollen producers than reference taxon. Low standard deviation of PPE and values of pollen background prove reliable estimation of PPE. Nonetheless PPE values differ from values estimated in other parts of Europe. The use of moss polsters, choice of reference taxon, and differences in vegetation data methodology were suggested as main reasons of variability of PPE in Europe.

Key words: Relative pollen productivity estimates, PPE, quantitative reconstruction of vegetation, ERV model, trees, Křivoklátsko area

Obsah

1. Úvod	8
2. Cíle práce	11
3. Teoretické pozadí	12
3.1. Prentice-Sugita model	12
3.2. ERV model	14
3.2.1. Metody odhadu parametrů v ERV modelu	15
3.2.2. ERV submodely	16
3.3. Relativní pylové produktivity (PPE)	17
3.3.1. Možné příčiny variability PPE v různých regionech	17
3.3.2. Problematika referenčního taxonu	18
3.4. Výběr modelového území a taxonů pro odhad PPE	19
4. Charakteristika území	21
5. Metodika	23
5.1. Výběr lokalit	23
5.2. Pylová data	27
5.2.1. Sběr mechových polštářů	27
5.2.2. Zpracování a vyhodnocení pylových vzorků	28
5.3. Vegetační data	29
5.3.1. Metoda mapování vegetace	29
5.4. Analýza dat	32
5.4.1. Vstupní data ERV modelu	32
5.4.2. Výběr taxonů	33
5.4.3. Nastavení parametrů ERV-analýzy	34
5.4.4. Volba referenčního taxonu	34
5.4.5. Stanovení RSAP	34
5.4.6. Odhad PPE a pylového pozadí	35
6. Výsledky	36
6.1. Zastoupení a diverzita dřevin ve vegetaci a pylových spektrech	36
6.2. Zastoupení běžných taxonů	38
6.3. Zastoupení vzácných taxonů	38
6.4. Výběr taxonů pro ERV analýzu	40
6.5. Relevant Source Area of Pollen (RSAP)	42
6.6. Relativní pylové produktivity (PPE) a pylové pozadí	43

7.	Diskuze.....	46
7.1.	Relativní pylové produktivity (PPE)	46
7.2.	Pylové pozadí.....	46
7.3.	Taxony vyloučené z analýzy.....	46
7.4.	Srovnání s PPE s ostatními regiony.....	47
7.5.	Možné příčiny rozdílů PPE hodnot mezi regiony.....	51
7.5.1.	Typ pylového vzorku.....	51
7.5.2.	Struktura vegetace	52
7.5.3.	Klimatické faktory.....	52
7.5.4.	Metodika sběru vegetačních dat	52
7.6.	Relevant Source Area of Pollen (RSAP)	53
7.7.	Výběr modelového území, lokalit a taxonů.....	54
7.8.	Použitá metodika sběru vegetačních dat	55
7.9.	Předpoklady Prentice-Sugita modelu	56
8.	Závěr	58
9.	Přehled citovaných zdrojů	59
9.1.	Literatura	59
9.2.	Internetové zdroje.....	65
	Přílohy.....	66

1. Úvod

S aktuálním tématem klimatické změny se do popředí zájmu dostávají otázky pátrající po vývoji klimatu v minulosti. Vegetace poměrně pružně reaguje na klimatické změny a vegetační data jsou tedy dobrými proxy daty klimatu (např. Von Post 1916 podle Manten 1967, Davis 2000, Hicks 2001, Harrison & Prentice 2003 atd.). Znalost změn složení a struktury vegetace v průběhu minulých dob nám může pomoci odpovědět na otázky týkající se nejen klimatických změn, ale např. i míry lidského vlivu na prostředí.

Jednou z metod používaných ke studiu vegetace v minulosti je pylová analýza. Pylová analýza využívá skutečnosti, že pylová zrna jsou specifická pro daný taxon, jsou produkována ve velkých množstvích a v příhodných anoxických podmínkách mohou zůstat uchována až miliony let. Jedním ze způsobů interpretace pylového záznamu pro získání informace o složení a abundanci rostlinných druhů v minulých dobách, je přímé použití pylových procent. Jednotlivé vzorky z vrstev sedimentu jsou pod mikroskopem určovány a počítány. Suma všech pylových zrn tvoří celek složený z procentuálního zastoupení jednotlivých pylových taxonů. Výsledná grafickým vyjádřením je procentický pylový diagram, ve kterém jsou přehledně znázorněny trendy ubývání či přibývání jednotlivých taxonů v průběhu času. Procentuální data jsou však mezi sebou závislá, ubývání některého taxonu tedy musí implikovat nárůst jiného, což nemusí odpovídat skutečnosti. Omezením této metody pro přímý převod do vegetace je také řádově rozdílná pylová produkce a různé schopnosti šíření pylových zrn jednotlivých taxonů.

Kvantifikaci vegetačního krytu pomocí pylových dat umožňují korekční metody, které se snaží popsat vztah mezi abundancí vegetace a pylu jako funkci. Předpokládá se, že tento vztah je v prostoru a čase neměnný (Prentice & Parsons 1983, Sugita 1993, 1994), a že funkční parametry lze získat srovnáním současné vegetace a povrchových pylových vzorků. Jako médium pylu je pro tyto účely často používán mechový polštář (Hicks & Birks 1996, Broström et al. 2004, Bunting et al. 2005). Po kalibraci je možné zjištěný vztah aplikovat na fosilní pylové vzorky. Hlavní výhodou korekčních metod je, že interpretace výsledků pylové analýzy je formalizována a za definovaných podmínek může být kdykoli zopakována.

Základní rovnicí kvantitativní palynologie je lineární funkce, která obecně charakterizuje vztah pylu a vegetace, a kterou lze zapsat jako rovnici takto (Rovnice 1):

$$y_{ik} = \alpha_i \psi_{ik} + \omega_i \quad \text{Rovnice 1}$$

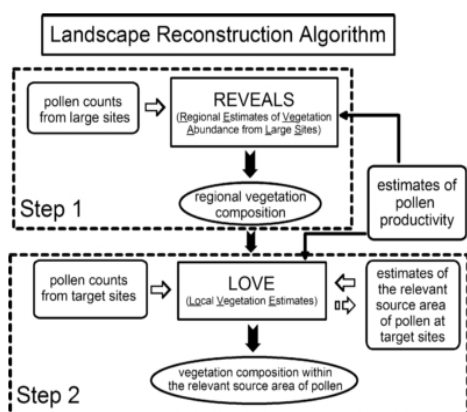
y_{ik} představuje absolutní pylový spad taxonu i na lokalitě k a dá se vyjádřit jako násobek pylové produktivity α taxonu i a abundance vzdálenostně zvážené vegetace ψ , doplněný navíc o pylové pozadí ω . Pylová produktivita je vyjádřena jako počet pylových zrn daného taxonu na jednotku vegetace, která může být popsána různými způsoby. Používá se tzv. bazální plocha (basal area; obsah kmene stromu na příčném řezu ve výčetní výšce) (Calcote 1995), povrch listové plochy či celkové množství biomasy (Sugita 1994).

Pylové pozadí je definováno jako pyl, který pochází z rostlin rostoucích za hranicí zdrojové oblasti pylu (Relevant Source Area of Pollen, dále jen RSAP), a je pro všechny lokality daného regionu shodné. Parametr pylového pozadí je vyjádřen jako průsečík přímky vztahu pylových a vzdálenostně

vážených vegetačních dat (viz kapitola Prentice-Sugita model) s osou y . Z rovnice (Rovnice 1) vyplývá zásadní předpoklad stálosti pylové produktivity a pylového pozadí mezi lokalitami.

Vývoj mechanistických modelů disperze a depozice (Prentice-Sugita model) a ERV modelu vedl k vytvoření modelu pro rekonstrukci vegetace Landscape Reconstruction Algorithm (dále jen LRA) (Sugita 2007a,b). LRA se skládá ze dvou částí, které se liší měřítkem, ve kterém je složení vegetace odhadováno. Prvním krokem je model REVEALS (Regional Estimate of VEgetation Abundance from Large Sites), který odhaduje složení regionální vegetace na základě pylových dat získaných z velkých lokalit typu jezera. Následujícím krokem směřujícím k získání složení vegetace na menší škále je model LOVE (LOcal VEgetation Estimate), jehož úkolem je rekonstrukce vegetační abundance z lokalit jako jsou menší rašeliníště nebo mokřady se zahrnutím výsledků z předchozího modelu, který odfiltruje příspěvek regionální vegetace (Sugita 2007a).

LRA (např. Sugita et al. 2010, Soepboer et al. 2010, Hjelle et al. 2015) byl v posledních letech testován na moderních pylových spektrech a současné vegetaci a výsledné rekonstrukce lépe odpovídaly reálnému vegetačnímu krytu než interpretace pomocí pylových procent. Rekonstrukce z fosilních pylových spekter jsou v současné době prováděny na různých místech Evropy (např. Nielsen et al. 2012, Fyfe et al. 2013, Marquer et al. 2014, Soepboer et al. 2010).



Obrázek 1 Schéma fungování modelu LRA. Pylové produktivity (estimates of pollen productivity) jsou nezbytnými parametry pro obě části modelu REVEALS a LOVE (převzato ze Sugita 2007b).

Jedním z klíčových parametrů modelu (Obrázek 1) je znalost experimentálně zjištěných pylových produktivit (α v Rovnici 1) hlavních taxonů daného regionu (více v kapitole 3.3 Relativní pylové produktivity (PPE)) získaných pomocí moderní vegetace a povrchových vzorků pylu. Spolu s parametry spadové rychlosti jsou pylové produktivity nezbytné také při simulacích disperze a depozice pylu ve virtuální krajině např. programem POLLSCAPE nebo HUMPOL (Bunting & Middleton 2005).

I když se předpokládá, že pylové produktivity jsou pro daný taxon stálé v čase (Prentice & Parsons 1983, Sugita 1993, 1994), srovnání mezi jednotlivými PPE hodnotami získanými v různých koutech Evropy ukázalo, že se PPE stejných taxonů mohou velmi lišit (Broström et al. 2008). Jednou z navržených příčin jsou rozdílné klimatické podmínky. Protože se podle různých proxy dat, které máme k dispozici, v průběhu holocénu klimatické podmínky měnily, znamenalo by to, že PPE by

nebyly stálé ani v čase. Nicméně kdyby se produktivity taxonů měnily vlivem klimatických podmínek Ftastejně, neměl by tento fakt velký vliv. I tak je však doporučeno odhadovat PPE pro každý region zvlášť (Broström et al. 2008). Znalost rozptylu hodnot pylových produktivit z různých regionů spolu se známými klimatickými podmínkami také může zlepšit hodnocení výsledných rekonstrukcí (Broström et al. 2008). Studie pro odhad PPE byly vedeny v různých regionech převážně Evropy, ale také v Severní Americe (Calcote 1995), jižní Africe (Duffin & Bunting 2008) a Asie (Li et al. 2011, Niemeyer et al. 2015, Li et al. 2015).

V současnosti existuje PPE pro minimálně 17 taxonů evropských dřevin a řadu bylinných taxonů zejména z oblastí Skandinávie (Räsänen et al. 2007, von Stedingk et al. 2008, Broström et al. 2004, Nielsen 2004, Hjelle 1998, Sugita et al. 1999), Švýcarska (Mazier et al. 2008, Soepboer et al. 2007), Velké Británie (Bunting et al. 2005, Twiddle et al. 2012), Pobaltí (Poska et al. 2011), Německa (Matthias et al. 2012, Theuerkauf et al. 2012), Polska (Baker et al. 2016), ale i z Čech (Abraham & Kozáková 2012).

Exaktní odhad PPE hlavních dřevin pro naše území zpřesní představy o míře jejich zastoupení, popř. zastoupení určitých biotopů, na které jsou vázány, ve vegetaci naší krajiny v minulosti. Naše krajina po většinu holocénu převážně zalesněná (např. Ložek 1973, Pokorný 2011), proto jsou parametry PPE našich druhů dřevin pro rekonstrukce složení a abundance původních lesních porostů nezbytností. Pylová produkce stromů je vysoká a jejich pyl ve většině fosilních pylových vzorků převažuje. Velké množství dat tak lépe umožní provádění kvantitativních rekonstrukcí. Z těchto důvodů je tato práce zaměřena na získání PPE hlavních střeoevropských dřevin. V ČR již byl veden výzkum zaměřený na odhad PPE některých taxonů kulturní krajiny Polabí. Odtud jsou k dispozici PPE i pro některé taxony dřevin (*Alnus*, *Fraxinus*, *Pinus*, *Quercus*, *Salix*, *Sambucus nigra*, *Tilia*). Není však známo, je-li pro rekonstrukce vegetace z fosilních pylových spekter pocházejících z krajiny převážně zalesněné a člověkem málo ovlivněné, možné použít PPE dřevin získaných ze zemědělské krajiny (Baker et al. 2016), aniž by došlo ke zkreslení výsledků. Ani většina lesů, často intenzivně obhospodařovaných však nemusí být dobrou analogií minulých lesních ekosystémů, protože doba obmýti se často kryje s počátkem dospělosti dřevin a tedy i produkce pylu (Matthias et al. 2012).

CHKO Křivoklátsko je krajinou překračující zastoupením lesů (62 %) ve své nadmořské výšce celostátní průměr (Europarc 2015). Současně se zde zachovalo více než 80 druhů původních dřevin (CHKO Křivoklátsko-lesnictví 2015, Europarc 2015). Lesní hospodaření zde z důvodu ochrany přírody (CHKO a Biosférická rezervace Křivoklátsko) a geomorfologie není tak intenzivní jako v jiných oblastech ČR. Poměrně široký rozsah zastoupení řady nejčastějších původních dřevin umožňuje spolehlivý odhad jejich PPE.

Kvantitativní rekonstrukce vegetace založené na místních PPE mají potenciál účinněji testovat např. dlouho diskutovanou hypotézu o celoholocénním přetrvávání stepí v nejsušších oblastech, tzv. stepní otázku (Ložek 2007, Sádlo a kol. 2008) nebo teorii pastevního lesa (Vera 2000). Odpovědi na otázky týkající se těchto témat bude možné uspokojivě zodpovědět po získání PPE bylinných druhů (v současnosti probíhající studie v Bílých Karpatech). Získání PPE nejčastějších dřevin je však dobrým základem. Výsledky kvantitativních rekonstrukcí vegetace by mohly velmi ovlivnit současný pohled na původní biotopy a management chráněných území.

2. Cíle práce

- 1) Odhad hodnot relativních pylových produktivit (PPE) hlavních střeoevropských dřevin se zaměřením zejména na druhy jedle (*Abies alba*), jilmu (*Ulmus* sp.) a olše (*Alnus* sp.).
- 2) Srovnání výsledných hodnot PPE s hodnotami z jiných regionů.
- 3) Shrnutí možných faktorů ovlivňujících hodnoty PPE.

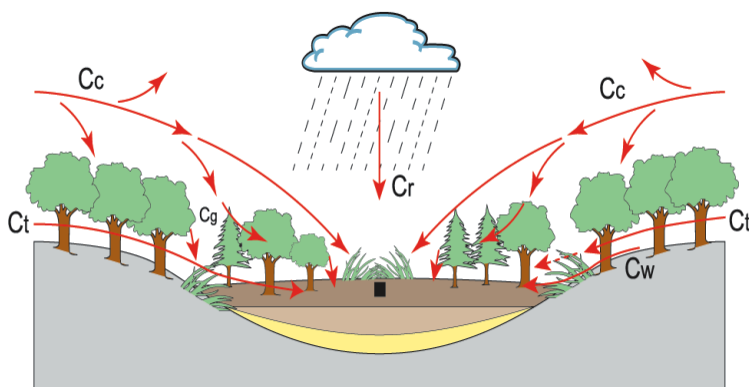
3. Teoretické pozadí

3.1. Prentice-Sugita model

Prentice-Sugita model je mechanistickým modelem disperze a depozice pylu, který umožňuje podívat se na vegetaci na lokalitě „pohledem pylových zrn“ (pollen's eye view) (Bunting et al. 2013). Dává ve vztah uložený pyl s okolní vegetací pomocí dvou hlavních komponent – transportem pylu na místo jeho uložení a pylovou produkcí rostlin. V této kapitole se budu zabývat první komponentou, druhou se zabývá kapitola 3.2 ERV model.

Model vychází ze Suttonových rovnic (Sutton 1953), které popisují masové chování drobných částic uvolněných do vzduchu a odhadují jejich koncentrace v rostoucí vzdálenosti od zdroje. Tyto rovnice byly původně vyvinuty pro pohyb prachových a jiných pevných částic znečišťujících vzduch a rozptylujících se difuzí z bodového zdroje (např. z komínů). Prentice (1985) použil tyto rovnice pro popis chování pylových zrn uvolňujících se z mateřských rostlin a šířících se do okolí. Tauber (1965) popsal různé složky transportu v zalesněném území dopravující pyl na místo uložení (Obrázek 2). V Prentice-Sugita modelu je jako převažující složka považován vítr proudící nad korunami stromů (C_c) za předpokladu odběru pylu mimo korunový zápoj stromů, kde pyl letící do té doby nad korunami ztrácí rychlost a může klesnout a uložit se do sedimentu. Jako základ je zde použita forma Suttonovy rovnice pro přízemní bodový zdroj, protože výška vegetace je kvůli zjednodušení modelu zanedbána (Prentice 1985, Sugita 1994).

Původní Prentice-model (Prentice 1985) se zabývá ukládáním pylu do sedimentu typu mokřadu nebo rašeliniště, kde je po uložení již horizontální pohyb pylových zrn zanedbatelný (Obrázek 2). Na tento model Sugita (1993) navázal a upravil ho tak, aby vystihoval způsob, jakým se pyl ukládá na celém povrchu jezera, ve kterém je následně promícháván a ukládán do sedimentu na dně.



Obrázek 2 Složky transportu pylu v zalesněných územích tvoří gravitační síla (C_g), vítr proudící nad korunami stromů (C_c), vítr proudící mezi kmeny stromů (C_t), dálkový transport pomocí srážek (C_r) a tok vody po svahu (C_w) (Zdroj: Bunting et al. 2013, překresleno dle Tauber 1965, Jacobson & Bradshaw 1981).

Při srovnávání pylu a vegetace je potřeba vzít v úvahu logický fakt, že rostliny, které jsou místu sběru pylu blíže, přispívají do pylových spekter větším množstvím pylu než rostliny vzdálenější. Vegetační data tedy vážíme vzdáleností (d) a to buďto vydělením vegetačních dat (proporce daného taxonu v dané vzdálenosti) jednoduše vzdáleností (d) nebo kvadrátem vzdálenosti (d^2). Vážení pomocí $1/d$ používají ve svých studiích např. Prentice & Webb (1986), pomocí $1/d^2$ např. Calcote (1995) nebo Jackson & Kearsley (1998). Sofistikovanějším vážením, které do výpočtu kromě vzdálenosti zahrnuje i druhově specifické disperzní vlastnosti pylových zrn, je Prentice-Sugita model (Prentice 1985, Sugita 1993), jak popisují výše. Před samotným vstupem do ERV modelu je nutné vegetační data zvážit některým z výše uvedených způsobů.

Rovnice 2 představuje způsob vzdálenostního vážení vegetace. Vegetace je vážena v prstenci ohraničeném sedimentační pánví ve vzdálenosti R od místa sběru pylového vzorku (dále uváděn jako střed lokality) a vzdáleností RSAP. Vlastní abundance vegetace taxonu i ve vzdálenosti z od středu lokality k , je zastoupena členem x . Člen g je bezrozměrnou funkcí, která představuje proporci pylu, uloženou do sedimentu ve vzdálenosti x od zdroje pylu taxonu i relativně k celkovému množství uvolněného pylu (Sugita 1994).

$$\psi_{ik} = \int_R^{Z_{RSAP}} g_i x_{ik}(z) dz$$

Rovnice 2

Prentice-Sugita model váží vegetaci pylovou disperzní a depoziční funkcí (Rovnice 3), odvozenou od Suttonovy rovnice a bere v úvahu nejen vzdálenost vegetace od středu lokality, ale také druhově specifické disperzní vlastnosti pylových zrn a určité atmosférické faktory.

$$g_i(z) = b_i \gamma z^{\gamma-1} e^{-b_i z^\gamma}$$

Rovnice 3

Pro formu Suttonovy rovnice určené přízemním zdrojům je parametr γ stanoven jako $1/8$ a b_i jako $75,2 v_{gi}/u$ (Prentice 1985). Tyto hodnoty jsou definovány za podmínek neutrální atmosférické stability, kdy se teplota vzduchu napříč vrstvami v atmosféře téměř nemění.

Člen b_i (Rovnice 4) získáme s pomocí depoziční (nebo také spadové či sedimentační) rychlosti pylového zrna v_{gi} která je specifická pro každý pylový taxon i . Její hodnoty byly zjištěny buď experimentálně, nebo výpočtem podle Stokesova pravidla (Gregory 1961), ve kterém klíčovým parametrem poloměr dané částice (zde pylového zrna). Hodnoty v_g se pohybují v rozmezí $0,02-0,1 \text{ ms}^{-1}$, u těžších pylových zrn až $0,4 \text{ ms}^{-1}$ (Chamberlain 1975 in Prentice 1985). Dalším proměnlivým členem je rychlost větru u , přičemž model předpokládá rychlost větru nad korunami stromů v rozmezí $2-6 \text{ m/s}$. (Tauber 1965).

$$b_i = \frac{4v_{gi}}{nu\sqrt{\pi C_Z}}$$

Rovnice 4

Zbylé členy n a C_Z představují bezrozměrnou konstantu turbulence, respektive vertikální difuzní koeficient. Za neutrálních atmosférických podmínek jsou jejich hodnoty stanoveny jako $n \sim 0,25$ a $C_Z \sim 0,12 \text{ m}^{1/8}$.

Každý model je postaven na určitých předpokladech, které fungují jako startovní bloky pro běžce, a od kterých je možné se odrazit. Tyto předpoklady jsou formulovány tak elementárně, aby model mohl být transparentní, což vždy znamená určité zjednodušení reality.

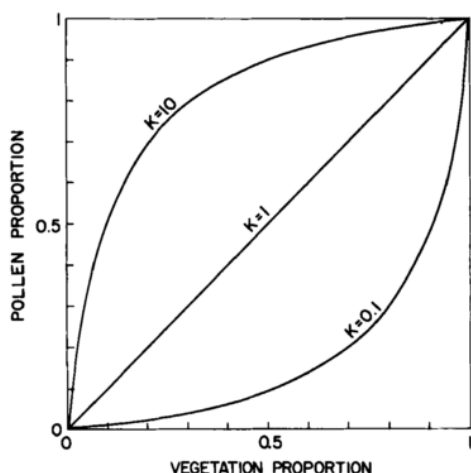
Předpoklady Prentice-Sugita modelu je možno shrnout do několika bodů:

1. Za dominantní složku transportu pylu je považován vítr nad korunami stromů
2. Pylová depoziční funkce je definována jako proporce pylu zůstávající ve vzduchu v dané vzdálenosti x od zdroje pylu, který má nulovou výšku.
3. Sedimentační pánev je světlna kruhového tvaru v porostu vegetace o uniformní výšce.
4. Disperze pylu pomocí větru se děje všemi směry rovnoměrně.
5. Pylová produktivita je pro každý taxon konstantní v čase a prostoru.

Základní rovnice (Rovnice 1) se vztahuje k absolutnímu pylovému spadu y_{ik} . Moderní pylový spad je možné získat pomocí ročních pylových pastí. Absolutní pylový spad pro fosilní situace však ve většině případů není k dispozici, protože vyžaduje kvalitně a podrobně zpracované datování půdního profilu. Takové datování je poměrně cenově náročné a také závislé na charakteru profilu a stavu zachování přítomných fosilií. Dalším důvodem je fakt, že rozdíly v procentuálních datech mezi jednotlivými lokalitami i v rámci jednoho regionu jsou nižší než rozdíly hodnot absolutního pylového spadu (Webb et al. 1981). Počty zrn jednotlivých pylových taxonů se tedy přepočítávají na procenta a získávají tak podobu relativních dat. Tímto převodem se však stávají mezi sebou závislými a základní rovnice (Rovnice 1) nemusí být za všech okolností platná. Tuto skutečnost pomáhají překonat tzv. ERV model, který umí opravit vztah pylu a vegetace zpět na lineární.

3.2. ERV model

ERV-model byl vyvinut za účelem opravení nelineárního vztahu mezi procentuálními pylovými a vegetačními daty a odhadnutí tzv. relativních pylových produktivit. Změna linearity při konverzi mezi absolutními a pylovými daty se nazývá Fagerlind efekt (Fagerlind 1952, Prentice & Webb 1986) a jeho míra závisí na poměrech pylových produktivit jednotlivých přítomných taxonů a jejich zastoupení v pylu a vegetaci (Obrázek 3). Webb et al. (1981) ukazují, že pro vegetaci s vysokou α -diverzitou je Fagerlind efekt teoreticky zanedbatelný a lze rovnou použít lineárních modelů. V lese s nízkým počtem taxonů by však použití této metody mohlo být zavádějící a při srovnání použití metody lineární regrese a ERV-modelu pro odhad pylových produktivit (Prentice & Webb 1986) bylo doporučeno používat lineární regresi pouze pro první aproximaci procentuálního vztahu pylu a vegetace před samotným použitím ERV-modelu.



Obrázek 3 Vyjádření Fagerlind efektu ve zjednodušené situaci pro dva taxony, kde K znamená poměr pylových produktivit taxonů (Převzato z Prentice & Webb 1986).

3.2.1. Metody odhadu parametrů v ERV modelu

Základní rovnice kvantitativní palynologie (Rovnice 1) obsahuje pro nás dvě neznámé proměnné – parametr pylové produktivity α a pylového pozadí ω (popř. z, viz dále). S ohledem na každý taxon, zahrnutý do analýzy, získáme sérii simultánních rovnic. Z toho vyplývá, že rovnice není možné řešit standardně algebraicky (vždy máme dvakrát víc neznámých proměnných než rovnic). Rovnice je tedy řešena iterativně, opakovaným použitím funkce, přičemž výsledky z jednoho kroku představují výchozí data pro krok další. ERV-model využívá pro získání odhadu co nejlepšího nastavení parametrů metody maximální věrohodnosti (Maximum Likelihood Method) (Prentice & Parsons 1983). Kvůli výpočetní náročnosti se používá počítačových programů vyvinutých speciálně pro odhad relativních pylových produktivit (Sugita, nepublikováno).

Metoda maximální věrohodnosti je založena na získání takové hodnoty neznámých parametrů (α a ω (popř. z)), které maximalizují funkci L . Maximální hodnoty L je dosaženo, když předpokládané hodnoty parametrů jsou co nejbližší pravděpodobnostnímu rozdělení. Tato metoda předpokládá, že všechny pylové taxony v souboru dat sledují stejnou pravděpodobnostní funkci, kterou je multinomické rozdělení pylových procentuálních dat (Parsons & Prentice 1981, Prentice & Parsons 1983). Při praktických výpočtech bývá však výhodnější maximalizovat spíše zlogaritmovanou podobu této funkce (tzv. podpůrná funkce, Support function), jelikož obě tyto operace jsou ekvivalentní a dávají stejné výsledky (Maximum likelihood 2012). Program počítá funkci věrohodnosti, která představuje negativní hodnotu podpůrné funkce (Parsons & Prentice 1981, Mazier et al. 2008). Čím nižších hodnot dosahuje funkce věrohodnosti, tím vyšší je pravděpodobnost získání shody pylových a vegetačních dat s modelem za použití odhadovaných parametrů (Bunting et al. 2004, Sugita 1994). Křivka funkce věrohodnosti je vykreslována v závislosti na vzdálenosti rostoucí směrem od středu lokality. Obvyklý rapidní pokles křivky při nízkých vzdálenostech znamená rychlé zlepšování vztahu při zahrnutí dalších nových taxonů. Vzdálenost, kde křivka dosáhne asymptoty a vztah mezi pylem a vegetací se vzhledem k modelu již dále nezlepšuje, je definována jako relevantní zdrojová oblast pylu, RSAP (Sugita 1994).

Od výše hodnot pylového pozadí se odvíjí robustnost ERV modelu a tedy i spolehlivost PPE. Pokud je pylové pozadí příliš vysoké, může to znamenat nespolehlivé hodnoty PPE (Parsons & Prentice 1981).

3.2.2. ERV submodely

Bylo dokázáno, že ERV model je schopen nelinearitu snížit tak, že je možné spolehlivě odhadnout parametry pylových produktivit a pylového pozadí (např. Prentice & Webb 1986, Jackson et al. 1995). ERV-model obsahuje tři submodely, které je možné jednotlivě použít k odhadu relativních pylových produktivit. Za podmínek určených omezením vyplývajících z předpokladů o pylovém pozadí jsou jejich výsledky srovnatelné pro jakýkoli soubor dat (Jackson & Kearsley 1998). Kromě výše zmíněných předpokladů je to dále minimální přínos regionálního pylu vůči celkovému pylovému spadu pro všechny taxony na všech lokalitách (Parsons & Prentice 1981, Prentice & Parsons 1983, Sugita 1994). První dva submodely byly vytvořeny R. W. Parsonsem a I. C. Prenticem (Parsons & Prentice 1981, Prentice & Parsons 1983). Submodel 3 byl vyvinut později S. Sugitou (Sugita 1994). Tyto tři submodely se mezi sebou liší charakterem vstupních vegetačních dat a pojetí pylového pozadí.

Submodely 1 a 2 pracují s procentuálními vegetačními daty. Submodel 1 předpokládá, že pylové pozadí (ω_i) představuje konstantní část z celkového pylového spadu každého taxonu (y_k) (Rovnice 5). Submodel 2 oproti tomu vztahuje pylové pozadí (ω_i) k vegetaci, když předpokládá, že pylové pozadí představuje konstantní část k celkové rostlinné abundanci všech zahrnutých taxonů (x_k) (Rovnice 6) (Prentice & Parsons 1983). Takto pojatý parametr pylové pozadí je dále označován jako z .

$$\frac{\omega_i}{y_k} = z_i \quad \text{Rovnice 5}$$

$$\frac{\omega_i}{x_k} = z_i \quad \text{Rovnice 6}$$

Vztah pylových a vegetačních procentuálních dat je opravován na lineární tzv. faktory specifity stanoviště (site-dependent factors) (f_k). V submodelu 1 jsou upravována vegetační data (Rovnice 7), zatímco v submodelu 2 pylová data (Rovnice 8).

$$v_{ik}f_k = p_{ik}\alpha_i + z_i \quad \text{Rovnice 7}$$

$$p_{ik}f_k = \alpha_i v_{ik} + z_i \quad \text{Rovnice 8}$$

Faktor specifity stanoviště je pro submodel 1 definován jako (Rovnice 9) a pro submodel 2 jako (Rovnice 10).

$$f_k = \frac{1 - \sum_{j=1}^l z_j}{\sum_{j=1}^l (\alpha_j v_{jk})} \quad \text{Rovnice 9}$$

$$f_k = \sum (\alpha_j v_{jk} + z_j) \quad \text{Rovnice 10}$$

Předpoklady o pylovém pozadí s sebou nesou jistá omezení. Velké rozdíly v pylových produktivitách mezi taxony mají negativní vliv na odhad pylových produktivit submodelu 1, zatímco velké rozdíly v celkové abundanci vegetace mohou ovlivnit odhad submodelu 2.

Submodel 3 používá vzdálenostně vážená absolutní vegetační data (ψ_{ik}) a procentuální pylová data (p_{ik}). Faktorem specifiity stanoviště jsou zde upravována pylová data jako u submodelu 2 (Rovnice 11, Rovnice 12). Protože je pylové pozadí (ω_i) považováno za konstantní bez dalších předpokladů vztahujícím se k pylovým či vegetačním datům a je vyjádřeno v absolutních jednotkách stejně jako vegetační data, není už transformováno na člen z jako u submodelů 1 a 2.

$$p_{ik}f_k = \alpha_i\psi_{ik} + \omega_i \quad \text{Rovnice 11}$$

$$f_k = \sum_1^l (\alpha_j\psi_{jk} + \omega_i) \quad \text{Rovnice 12}$$

Submodel 3 má dobrý potenciál využití pro studie prováděné na malém měřítku, které umožňují přesné měření abundance vegetace (Sugita 1994).

Pro rovnice submodelů 1 a 2 používám originální „značení“ parametrů. Nicméně procentuální vegetační data vstupující do těchto submodelů musí být také vzdálenostně zvážena, jako u submodelu 3.

Pokud jsou k dispozici relativní i absolutní vegetační data, doporučuje se použít všech 3 submodelů (Broström et al. 2008) a srovnat funkce věrohodnosti, jejich nejnížší hodnoty a průběh. ERV-submodel s nejnížšími hodnotami funkce věrohodnosti by měl poskytovat nejspolehlivější hodnoty PPE.

3.3. Relativní pylové produktivity (PPE)

3.3.1. Možné příčiny variability PPE v různých regionech

Možné faktory variability způsobující rozdílné hodnoty PPE získané v různých oblastech bychom mohli rozdělit na faktory související s podmínkami prostředí a metodologické faktory (Broström et al. 2008).

Podmínky prostředí

Jednou z pravděpodobně podstatných podmínek prostředí jsou klimatické faktory (např. Calcote 1995, Broström et al. 2008). Autio & Hicks (2004) na datech ze severního Finska ukázali, že pylová produktivita je ovlivněna letními teplotami roku předcházejícímu roku zrání a uvolnění pylu. Dřeviny vyskytující se blízko hranice areálu svého výskytu jsou také negativně ovlivněny klimatem a pylová produkce může být nižší než produkce dřevin v podmínkách pro ně příhodnějších (Hicks 2001, von Stedingk et al. 2008). Řada druhů v podobných podmínkách může mít také tendenci se rozmnožovat spíše nepohlavně (von Stedingk et al. 2008). Další možnou příčinou abiotického původu by také mohla být různorodost geologického podkladu a půd (Soepboer et al. 2007). Rozdílnost PPE může však také ovlivňovat struktura a složení vegetace (např. Soepboer et al. 2007, Broström et al. 2008). Některé taxony jako např. líska v zapojeném tmavém lese téměř nekvetou (Sanderson 1958 in Vera 2000), jiné kvetou méně než na kraji lesa či v otevřené krajině. Pylové taxony často obsahují více než

jeden rostlinný druh (někdy dokonce i různé rody, (např. *Poaceae*, *Rubiaceae*, *Sorbus*-type), jejichž pyl nelze rozeznat, a které mohou mít rozdílnou produkci pylu. PPE takových taxonů pak může být založené na pylové produkci různých druhů vyskytujících se v daném regionu (Broström et al. 2008). Vliv různých způsobů hospodaření pravděpodobně také nemá zanedbatelný vliv na PPE. Např. se předpokládá, že bylinné druhy na pastvinách produkují kvůli neustálému pastevnímu tlaku méně pylu než sečené louky (Groenman-van Waateringe 1993). Současné lesní hospodaření také může měnit věkovou strukturu porostů, a tak i poměry dospělých, pyl produkujících stromů (Matthias et al. 2012).

Metodologické podmínky

Další pravděpodobnou příčinou rozdílných PPE jsou odlišné způsoby sběru vegetačních dat různých studií (Broström et al. 2008). Bunting a Hjelle (2010) porovnávaly tři různé metody sběru vegetačních dat pro vřesovištní druhy a odhalily značný vliv na výsledné PPE. Bunting et al. (2013) zdůraznili nutnost standardizované metody mapování vegetace a navrhli koncept založený na předpokladech Prentice-Sugita modelu disperze a depozice pylu. Tato mapovací metoda je použitelná zároveň pro odhad PPE bylin i dřevin. Rozdělení do 3 zón se sestupnou tendencí mapovacího úsilí dle vzdálenosti vychází z předpokladu, že bližší vegetace ovlivňuje složení pylového spektra více, než vegetace vzdálenější. Dalším sporným bodem je užívání mechových polštářů jako kolektorů pylu. Stále není jisté, kolik sezon vlastně zachycený pyl odráží a zda se projeví meziroční variabilita v produkci pylu (např. Räsänen et al. 2004, Hicks 2001).

3.3.2. Problematika referenčního taxonu

Relativní pylové produktivity jsou odhadovány vzhledem k referenčnímu taxonu, kterému je přiřazena hodnota rovna 1. Aby referenční taxon negativně neovlivňoval hodnoty PPE, měl by splňovat určité nároky.

Referenční taxon by měl (Broström et al. 2008):

1. být široce rozšířený, aby bylo možné porovnávat PPE hodnoty mezi jednotlivými regiony.
2. mít produkci pylu dosahující prostředních hodnot.
3. být přítomný na lokalitách v nízkém i vysokém zastoupení v pylovém i vegetačním datovém souboru

Nejčastěji voleným referenčním taxonem, který splňuje výše uvedené požadavky, je čeleď *Poaceae*. Nevýhodou je však velké množství rodů a druhů, ze kterého se tento pylový taxon skládá, a jejichž pylové produktivity se mohou mezi sebou lišit. Protože se v každém regionu vyskytuje jiné složení druhů travin, mohla by se měnit i pylová produkce tohoto širokého taxonu. I přes tyto nevýhody jsou však *Poaceae* nejpraktičtější referenčním taxonem pro studie zahrnující odhad bylinných PPE. Používají se ale i jiné taxony. V některých pracích zaměřených na odhad PPE dřevin byly použity jako referenční taxon *Fraxinus excelsior* (Soepboer et al. 2007), *Acer saccharinum* (Calcote 1995), *Quercus* (Bunting et al. 2005, Baker et al. 2016), *Picea* (Twiddle et al. 2012) nebo *Juniperus* (Sugita et al. 1999). Obvykle je však výběr referenčního taxonu věcí kompromisu mezi výše uvedenými požadovanými vlastnostmi.

3.4. Výběr modelového území a taxonů pro odhad PPE

Křivoklátsko bylo jako modelové území vybráno především kvůli vysoké druhové diverzitě původních dřevin. Výhodou jsou také rozsáhlé lesní celky s výskytem stanovišť, které se složením a strukturou mohou podobat původním lesům, a proto by PPE odtud získané, mohly být lépe aplikovatelné v rekonstrukcích vegetace větších lesních celků v minulosti (Baker et al. 2016). Dalším benefitem byla dostupnost lesnických map, které umožnily výběr vhodných lokalit.

Důležitým počátečním krokem prací zaměřených na odhad pylových produktivit je předběžný výběr taxonů, jejichž PPE chceme odhadnout. Aby byly výsledné hodnoty PPE spolehlivé a použitelné v praxi, měly by být vybrány taxony běžné jak v moderní vegetaci, tak v pylových spektrech z této oblasti (Broström et al. 2008). Pro odhad PPE jsem tedy vybrala dřeviny, které jsou v současnosti na Křivoklátsku relativně hojné, a pro které jsou také doklady, že se na našem území v průběhu holocénu hojně vyskytovaly (např. Ložek 1973, Kolbek a kol. 1999, Pokorný 2011). Abundance některých z nich již byly z pylových záznamů rekonstruovány (Abraham et al. 2014).

Zvláště jsem se zaměřila na trojici taxonů, pro které by bylo získání PPE z různých důvodů zajímavé. Jsou jimi olše (*Alnus*), jedle (*Abies*) a jilm (*Ulmus*). Rod *Alnus* ve střední Evropě zahrnuje tři druhy – *Alnus glutinosa*, *Alnus incana* a *Alnus viridis*, jejichž pylová zrna lze od sebe obtížně rozeznat. Olše je v pylových spektrech častým taxonem. Jedním z důvodů je její vysoká pylová produkce (např. Poska et al. 2011, Bunting et al. 2005), dalším pak častý výskyt v blízkosti lokalit trvale podmáčených, které mohou být z hlediska pylové analýzy zajímavé. *Abies alba*, která má areál rozšíření menší než většina evropských dřevin (Euforgen 2015) může být považován za endemit střední Evropy (Urfus 2013, ústní sdělení). Současný výskyt jedle je oproti minulým dobám mnohem nižší (Volařík & Hédli 2013, Kozáková et al. 2011). Výsledky rekonstrukce zastoupení jedle ve vegetaci by tedy mohly být přínosné z hlediska ochrany přírody a lesnického hospodaření. Do rodu *Ulmus* patří v ČR tři druhy (*U. glabra*, *U. laevis*, *U. minor*), které od sebe v pylovém záznamu není možné rozeznat. Jilm se v našich lesích vyskytuje již od boreálu (např. Kolbek a kol. 1999) a pravděpodobně byl podstatnou součástí tzv. smíšených doubrav (*Quercetum mixtum*) (např. Pokorný 2011). Přes své hojné zastoupení v minulosti pro jilm existuje pouze dvě velmi rozdílné hodnoty PPE pocházející z jižního Švédska (Sugita et al. 1999) a z Německa (Matthias et al. 2012). Příčinou absence jilmu při odhadování PPE v jiných regionech by mohlo být nedostatečné zastoupení dospělých jedinců ve vegetaci, o jejichž vymizení se postarala epidemie grafiózy ve 20. století.

Další dřeviny byly vybírány zejména z důvodu hojného zastoupení ve vegetaci v minulosti i přítomnosti. Další důvody jsou podrobněji popsány v tabulce (Tabulka 1.)

Tabulka 1 Výčet vybraných taxonů a důvody jejich výběru pro odhad PPE. Pokud je uveden pouze rod, znamená to, že pylový taxon obsahuje více druhů dřevin. Výčet druhů vykytujících se na Křivoklátsku a jejich příslušnost k pylovým taxonům je uveden v tabulce (Tabulka 4) v kapitole 5.2 Pylová data.

Taxon	Důvod výběru
<i>Abies alba</i>	Významně vyšší výskyt v minulosti, středoevropský endemit, málo evropských PPE hodnot
<i>Acer</i>	Málo evropských PPE hodnot, pravděpodobně hojný v minulosti
<i>Alnus</i>	Význam taxonu pro pylovou analýzu (výskyt v místech odběru pylových vzorků), vysoká pylová produkce, celoevropské rozšíření taxonu
<i>Betula pendula</i>	Celoevropské rozšíření taxonu, možnost srovnání s PPE z ostatních regionů, vysoká pylová produkce
<i>Carpinus betulus</i>	Hojný v naší oblasti, zajímavý pattern rozšíření na našem území
<i>Fagus sylvatica</i>	Hojný v naší oblasti, celoevropské rozšíření taxonu
<i>Fraxinus excelsior</i>	Hojný v naší oblasti, celoevropské rozšíření taxonu
<i>Picea abies</i>	Sporné zastoupení taxonu v minulosti, celoevropské rozšíření taxonu
<i>Pinus</i>	Hojný v minulosti, celoevropské rozšíření taxonu, vysoká pylová produkce
<i>Quercus</i>	Hojný v naší oblasti
<i>Tilia</i>	Hojný v naší oblasti, možný větší význam z důvodu sepjetí s lidským osídlením
<i>Ulmus</i>	Dříve hojně zastoupený druh, málo evropských PPE hodnot

4. Charakteristika území

CHKO Křivoklátsko se rozkládá na ploše přibližně 630 km² na hranici středních a západních Čech, přibližně 50 km západně od Prahy. Chráněnou krajinnou oblastí bylo vyhlášeno v roce 1978, rok poté, co bylo přijato pro své vysoké přírodovědné hodnoty organizací UNESCO za biosférickou rezervaci.

Průměrná roční teplota oblasti se pohybuje mezi 7,5-8,5 °C. Průměrná teplota nejteplejšího měsíce roku (červenec) měřená v meteostanici Vráž je 17,5 °C (Tolasz et al. 2007). Protože se nachází na okraji srážkového stínu Krušných hor, činí průměrné roční srážky 530 mm, ve vegetačním období pouze 350 mm (CHKO Křivoklátsko 2015). Převažující směr větrů je západní až jihozápadní. Průměrná rychlost větru byla pro roky 2012-2015 1,2 m/s¹. V hlubokých údolích kaňonovitého tvaru je vyvinuta výrazná teplotní inverze se slabou výměnou vzduchu v horizontálním i vertikálním směru (CHKO Křivoklátsko 2015).

Z geologického hlediska je Křivoklátsko poměrně pestrým územím. Převážná část území je budována velmi starými proterozoickými a paleozoickými horninami jako jsou droby, prachovce a břidlice s vložkami bulžníků (Kolbek a kol. 2003). Místy pronikají na povrch vulkanické bazalty. Břidlice, prachovce a droby se obvykle vyznačují nižším obsahem živin, nicméně tam, kde obsahují příměs bazického vulkanického materiálu nebo jsou slabě vápnité, se projevují jako poměrně úživné (Kolbek a kol. 2003). Na severozápadě zasahují do území karbonské horniny - prachovce, pískovce a arkózy.

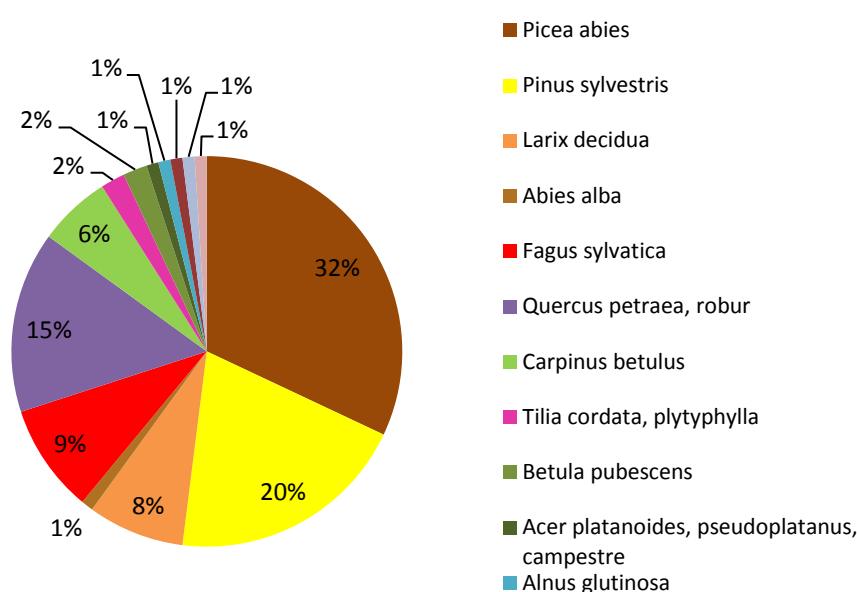
Téměř celé území je řazeno ke geomorfologickému celku Křivoklátská vrchovina s nadmořskou výškou 217-616 m n. m. Páteří celé oblasti je řeka Berounka, která protéká k severovýchodu a přibližně ve středu oblasti stáčí svůj tok k jihovýchodu. Stanovištní i druhovou diverzitu Křivoklátska ovlivňuje několik jevů. Prvním z nich je říční fenomén (Ložek et al. 2005) zaříznutého údolí řeky Berounky a jejích přítoků (např. Rakovnický potok, Úpořský potok, Zbirožský potok). Stinné a vlhké polohy v inverzních roklích jsou výše ve svazích střídány suchými a teplými podmínkami. Patrné jsou i rozdíly v klimatických charakteristikách svahů s opačnou expozicí. Dalším jevem zásadně ovlivňujícím přírodu Křivoklátska je vrcholový fenomén. Projevuje se bezlesími ploškami na jižních a jihozápadních temenech některých vrcholů, kde jsou extrémní podmínky a vegetace je omezena na xerofilní travníky a keřové lemy. Tyto plochy se zde nazývají pleše a patří k nejvíce ceněným a chráněným lokalitám CHKO.

Křivoklátské lesy si již od dob přemyslovských knížat držely výsostné postavení honebních lesů. Kvůli stavům zvěře bylo tak vždy usilováno o jejich celistvost, a to i na úkor zemědělského hospodaření. Během kolonizace byly i vesnice zakládány tak, aby neporušily soudržnost lesů (Ložek et al. 2005). V dobách finanční tísně byly sice často části panství zastavovány šlechtickým rodům, ale po pominutí krize byly opětovně vykupovány zpět (Kolbek a kol. 2003). Křivoklátské lesy zůstaly v jednotné držbě, což znamená i jednotnou péči o území, i nadále. V polovině 17. století území odkoupili Schwarzenbergové, poté se dostalo do vlastnictví Valdštejnů a po nich zde hospodařil rod Fürstenberků. Změny v lesních společenstvech lze pozorovat přibližně od pol. 18. stol., kdy území získali Fürstenberkové. Na holiny byl vysazován smrk, borovice, pod březové porosty se podsévala jedle a buk. Kvůli zvýšení zemědělského hospodaření ubylo lesů také plošně. Změna ve složení lesů je patrná z těchto čísel: Na konci 18. století 65 % lesů listnatých, 35 % jehličnatých. V roce 1920 zbylo již

¹ Tento údaj pochází ze zdroje domácí meteorologické stanice nacházející se v obci Broumy. Pylovou sezonou je zde myšleno období od ledna do července, kdy se do ovzduší uvolňuje pyl dřevin (Pylová služba 2016).

jen 4 % lesů listnatých, 18 % smíšených a podíl jehličnatých vzrostl na 78 % (Ložek et al. 2005). V současnosti lesy zaujímají 62 % plochy Křivoklátska, což však stále vysoko překračuje celostátní průměr lesnatosti v pahorkatinách a vrchovinách (Europarc 2015).

Velká lesnatost a vysoká druhová diverzita dřevin na celém území CHKO je pravděpodobně zapříčiněna společným vlivem geologické pestrosti, geomorfologické členitosti a historickými důvody. Zachovaly se zde všechny druhy původních dřevin, kterých je více než 80 druhů (CHKO Křivoklátsko-lesnictví 2015, Europarc 2015). I když vlivem hospodaření probíhaly ve zdejších lesích změny, přece jen se nejednalo o plošné kácení a holoseče jako v jiných oblastech. Nejzachovalejšími místy zůstaly strmé svahy kolem Berounky a jejich přítoků a těžko přístupné oblasti v centrální části CHKO (Ložek et al. 2005). Podle současného lesnického průzkumu je zde možné identifikovat 4 vegetační lesnické stupně (dubový, bukodubový, dubobukový a bukový).



Obrázek 4 Současná skladba dřevin v CHKO Křivoklátsko. Introdukované dřeviny jsou zde borovice černá (*Pinus nigra*), borovice vejmutovka (*Pinus strobus*), jedle obrovská (*Abies grandis*), douglaska tisolistá (*Pseudotsuga menziesii*), dub červený (*Quercus rubra*) a trnovník akát (*Robinia pseudoacacia*). Zdroj: CHKO Křivoklátsko-lesnictví 2015.

Na Křivoklátsku nejsou příhodné podmínky ke vzniku rašelinišť ani jiných biotopů vhodných k zachování pylových zrn (např. zazemněná slepá ramena vodních toků, tůně apod.), a proto odtud nemáme žádná fosilní pylová data. Rašelinné profily existují ze tří lokalit umístěných na sever od CHKO – Rynholce, Pramenů Klíčavy u Nového Strašecí a Červené louky u Olešné.

5. Metodika

5.1. Výběr lokalit

Lokality byly v oblasti vybírány stratifikovaně náhodným výběrem podle diverzity cílových druhů. Pro důvěryhodný odhad PPE taxonů je vhodné pracovat s vegetačními a pylovými daty s co nejširším gradientem hodnot a co největší druhovou diverzitou (Broström et al. 2008). Je problematičtější odhadovat PPE pro taxony, které mají podobné zastoupení na všech lokalitách, protože mezi takovými daty se pak těžko hledá vztah. Současně jsem se více zaměřila na přítomnost určitých taxonů (viz dále). Lokalita je dále definována jako kruh o poloměru 200 m, z důvodů, které vysvětlím níže.

Pro výběr vhodných lokalit jsem využila lesnických dat a map získaných od společnosti Lesy ČR. Měla jsem dispozici data z LHC (Lesních Hospodářských Celků) Lužná 3, Přeštice 1, Křivoklát 1 a Nižbor 1. Nejmenší rozlišitelnou jednotku představovaly porostní skupiny, u kterých bylo možné zjistit informace o jejich poloze, procentuálním druhovém složení, věku a ploše. Přístup k těmto datům a jejich forma pro mě znamenaly velkou výhodu při výběru vhodných lokalit, protože mi umožnily výběr za pomoci nastavení parametrů uvedených níže.

V softwaru ESRI ArcMap verze 9.3 jsem lesnickou mapu proložila vrstvou sítě čtverců o straně 50 m (Obrázek 5). Do dalšího výběru nebyly zahrnuty čtverce, které obsahovaly pouze porosty nedosahující předpokládaného věku dospělosti (a tedy produkce pylu), aby bylo zkreslení odhadu vegetačního pokryvu při následném mapování co nejmenší (Matthias et al. 2012). Věk dospělosti dřevin byl stanoven podle monografie P. Svobody (1952), více v tabulce (Tabulka 2). Z uvedeného minima a maxima jsem použila průměrnou hodnotu. Ve čtvercích, které obsahovaly dostatečně dospělé porosty, jsem poté přepočítala procentuální složení dřevin poměrně rozloze z těch porostů, které do čtverce zasahovaly tak, aby celkový součet zastoupení taxonů tvořil opět 100 %. Tyto čtverce poté činily jednotky, ze kterých jsem vybírala lokality. Hledala jsem takové čtverce, které splňovaly tyto podmínky:

- 1) Jsou zastoupené všechny výše uvedené taxony (viz kapitola 3.4 Výběr modelového území a taxonů pro odhad PPE).
- 2) Jsou zastoupeny zástupci rodů *Ulmus*, *Alnus* a druhu *Abies alba*, každý v co nejvyšším možném poměru.
- 3) Jsou zastoupeny zástupci rodů *Ulmus*, *Alnus* a druhu *Abies alba* v co nejvyšším možném poměru v kombinacích mezi sebou.

Výřez z mapy zobrazuje barevně takové čtverce, které splňují alespoň jednu z těchto podmínek (Obrázek 5). Celou mapu by nebylo možné zobrazit tak, aby bylo v této práci možné rozeznat jednotlivé barevné čtverce. Z těchto čtverců označených programem ArcGIS na základě uvedených parametrů jsem poté vybírala konkrétní čtverce. V případě podmínky 1 jsem tak činila přiřazením čísel a jejich náhodným výběrem. V případě podmínky 2 a 3 jsem náhodně vybírala z 20 čtverců s nejvyšším zastoupením vybraných taxonů. Pro *Abies alba* byly v závěru vybrány 4 lokality místo původně zamýšlených 2 kvůli faktu, že na lokalitách vybraných podle map, se reálně žádné jedle nevyskytovaly. Protože však na původních lokalitách již byly odebrány mechové polštáře, obě původní lokality byly z důvodu zvětšení souboru dat ponechány, ačkoli nesplňovaly žádnou z vytyčených podmínek.

Celkový počet vybraných lokalit byl součtem:

- 1) 10 lokalit – přítomnost všech 12 druhů vybraných dřevin
- 2) 6 lokalit – maximální hodnoty procentuálního zastoupení jedle, olše a jilmu
- 3) 8 lokalit – maximální hodnoty procentuálního zastoupení jedle, olše a jilmu ve všech kombinacích mezi sebou
- 4) 2 lokalit – původně vybraných pro jedli, která se na lokalitě nevyskytovala

Počet lokalit byl kvůli spolehlivosti modelu odvozen od počtu taxonů, pro které se předpokládá odhad PPE (Broström et al. 2008). Kvůli faktu, že v ERV modelu jsou odhadovány dva parametry pro každý taxon, je třeba zvolit dvojnásobný počet lokalit než taxonů. V úvahu byla vzata také zvládnutelnost mapování vegetace.

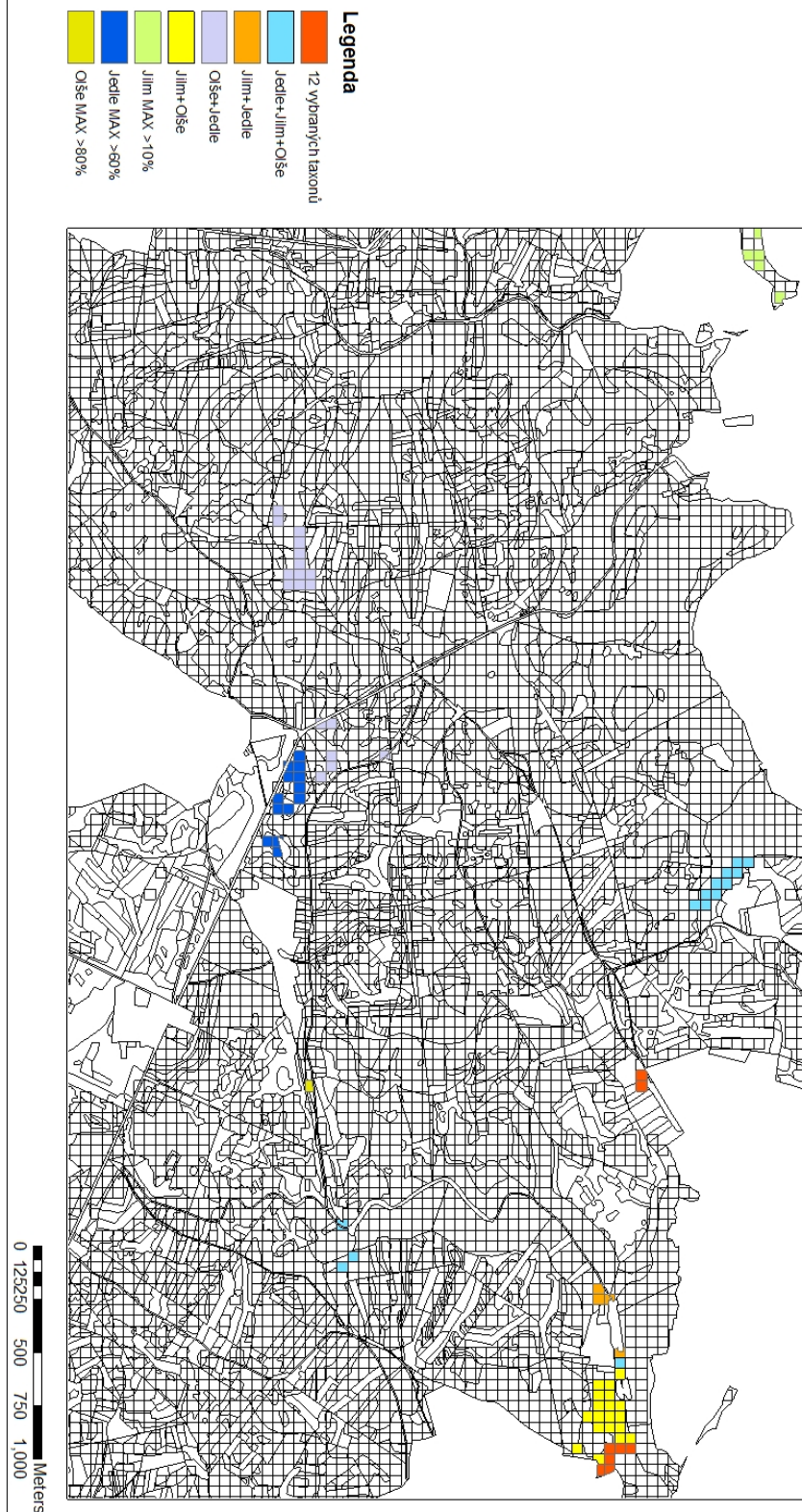
Současně byla také provedena korekce na vzdálenost lokalit od sebe. Dle literatury by v zapojeném lese za použití dat z malých lesních světlín (s průměrem cca 5 m; tzv. forest hollows) neměla být relevantní zdrojová oblast pylu větší než 100 m (Sugita 1994, Calcote 1995). Proto jsem nejnížší vzdálenost mezi lokalitami stanovila na 200 m, aby nedocházelo k autokorelaci dat (Twiddle et al. 2012). Tato vzdálenost byla již použita i v jiné podobné studii (Bunting et al. 2013).

Konkrétní bod, který jsem poté v terénu hledala podle souřadnic, představoval střed vybraných čtverců. Umístění lokalit je možno vidět na obrázku (Obrázek 6), souřadnice lokalit spolu s informací o odebraných mechových polštářích pro pylovou analýzu jsou uvedeny v tabulce (Tabulka 3).

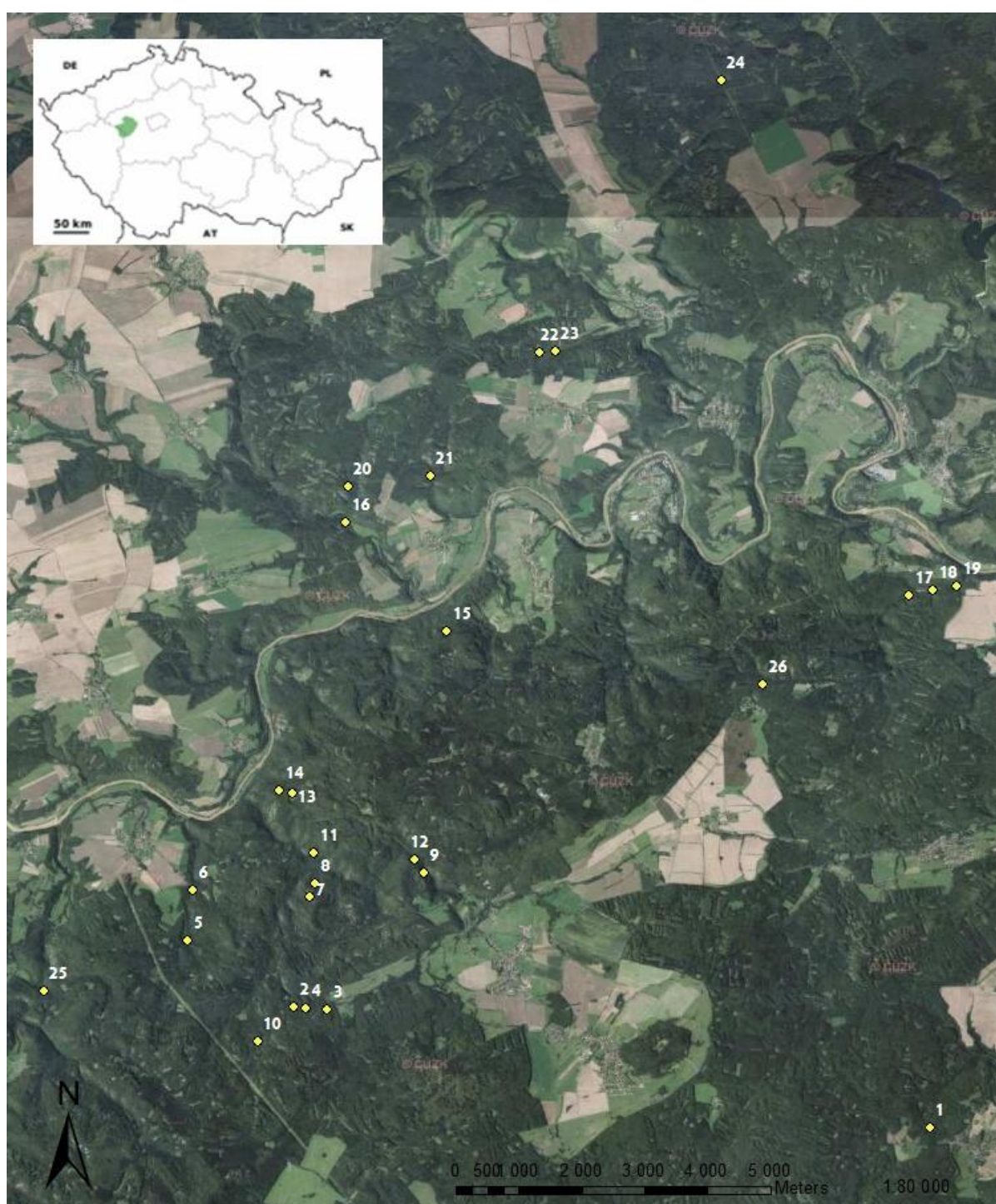
Tabulka 2 Rozsah hodnot věku, kdy jednotlivé taxony dřevin dosahují dospělosti. Pro stanovení věku byla použita průměrná hodnota. Zdroj: Svoboda (1952)

Taxon dřevin	min	max	průměr
<i>Abies alba</i>	50	70	60
<i>Acer</i>	20	30	25
<i>Alnus</i>	10	20	15
<i>Betula pendula</i>	10	20	15
<i>Carpinus betulus</i>	20	30	25
<i>Fagus sylvatica</i>	40	50	45
<i>Fraxinus excelsior</i>	30	40	35
<i>Picea abies</i>	30	40	35
<i>Pinus</i>	20	30	25
<i>Quercus</i>	30	40	35
<i>Tilia</i>	20	30	25
<i>Ulmus</i>	30	40	35

Výběr lokalit na základě přítomnosti vybraných taxonů



Obrázek 5 Ukázka výběru lokalit v závislosti na zastoupení vybraných taxonů. Přes polygony představující porostní skupiny je položena síť čtverců o straně 50 m. Barva čtverců je určena pouhou přítomností (12 vybraných taxonů) či procentuálním zastoupením (různé kombinace druhů olše, jilmu a jedle) taxonů dřevin. Některé výběry se mohou i překrývat.



Obrázek 6 Poloha 26 lokalit označených čísly na leteckém snímku Křivoklátska.

Tabulka 3 Charakteristika jednotlivých lokalit popsáná pomocí souřadnic zeměpisné šířky (GPS_N), zeměpisné délky (GPS_E), taxonu mechu odebraného pro pylovou analýzu a faktu, zda byl mechový polštář odebraný sází či bez záze.

Lokalita	GPS_N	GPS_E	Druh/Rod odebraného mechového polštáře	Báze
1	49.94032	13.94917	<i>Pleurozium schreberi</i>	ANO
2	49.94437	13.80572	<i>Polytrichum + Pleurozium schreberi</i>	NE
3	49.94469	13.81327	<i>Plagiomnium + Pleurozium schreberi</i>	NE
4	49.94442	13.80847	<i>Pleurozium schreberi</i>	NE
5	49.95163	13.78042	<i>Polytrichum</i>	NE
6	49.95892	13.7798	<i>Hypnum cupressiforme</i>	NE
7	49.9604	13.80565	<i>Polytrichum</i>	NE
8	49.96237	13.80638	<i>Polytrichum</i>	ANO
9	49.96615	13.83018	<i>Hypnum cupressiforme</i>	ANO
10	49.93883	13.79887	<i>Pleurozium schreberi</i>	ANO
11	49.96662	13.80529	<i>Hypnum cupressiforme</i>	ANO
12	49.96779	13.82753	<i>Thuidium tamariscinum</i>	ANO
13	49.97469	13.7985	<i>Polytrichum</i>	ANO
14	49.97487	13.79564	<i>Polytrichum</i>	ANO
15	50.00369	13.82778	<i>Polytrichum + Pleurozium schreberi</i>	NE
16	50.01425	13.80171	<i>Pleurozium schreberi</i>	NE
17	50.01549	13.92779	<i>Hypnum cupressiforme</i>	NE
18	50.0167	13.93292	<i>Pleurozium schreberi</i>	NE
19	50.01776	13.93794	<i>Polytrichum</i>	NE
20	50.01927	13.80088	<i>Polytrichum</i>	ANO
21	50.02251	13.81868	<i>Polytrichum</i>	ANO
22	50.04229	13.83883	<i>Hypnum cupressiforme</i>	ANO
23	50.04272	13.84216	<i>Polytrichum + Pleurozium schreberi</i>	ANO
24	50.08459	13.87004	<i>Pleurozium schreberi</i>	ANO
25	49.94152	13.75032	<i>Pleurozium schreberi</i>	ANO
26	49.9998	13.89849	<i>Hypnum cupressiforme</i>	ANO

5.2. Pylová data

5.2.1. Sběr mechových polštářů

Materiál, ze kterého byla extrahována pylová zrna za účelem pylové analýzy, představovaly mechové polštáře. Mechové polštáře byly sbírány po ukončení pylové sezony od listopadu 2012. V terénu byly středy vybraných čtverců 50 x 50 m určeny pomocí kapesního turistického GPS přístroje (Garmin Oregon 450) a v co největší blízkosti nalezeny tzv. canopy gaps (otvory v jinak celistvém korunovém zápoji, v textu dále označovány jako „korunová okénka“), viz obrázek (Obrázek 7). Jako střed lokality bylo zvoleno takové korunové okénko, které bylo v daném místě největší, a v jehož prostoru blízko středu byl nalezen vhodný mechový polštář nebo (v případě nouze) alespoň nějaký mech. Tyto středy lokalit byly označeny červeným víčkem od PET lahve přichyceným hřebíkem k zemi (Obrázek 8), popř. v jeho blízkosti označeny modrou stuhou a jejich souřadnice zaznamenány GPS přístrojem, aby byla možná jejich přesná lokalizace v budoucnosti. Dále byly pořízeny fotografie mechového polštáře a okolní vegetace ve směrech 4 hlavních světových stran pro příští přesné určení lokality. Preferovány

byly mechové polštáře přímo na zemi (Farrell 2011, ústní sdělení), nicméně v některých případech bylo nezbytné vzít zavděk jejich umístěním na starších pařezech nebo padlých kmenech stromů. Sebrané mechové polštáře o velikosti cca 10 x 10 cm byly vloženy do uzavíratelných sáčků. Pokud nebylo možné najít celistvý mechový polštář, byly sbírány v kusech o celkovém množství blízkém se 100 cm². Kvůli meziroční variabilitě v produkci pylu je důležité získat pylový záznam z několika sezon (Bunting et al. 2013). Protože se názory na dobu, po kterou jsou pylová zrna v mechu uchovávána, liší (Mulder & Janssen 1998, Bradshaw 1981, Cundill 1991, Räsänen et al. 2004, Pardoe et al. 2010, Lisitsyna 2012), ve snaze zachytit pyl z co nejvíce let, byly mechové polštáře odebírány i s rhizoidy a substrátem, do něhož byly uchyceny.



Obrázek 7 Sférická fotografie ilustruje podobu tzv. korunového okénka



Obrázek 8 Označení středu lokality víčkem od PET lahve

5.2.2. Zpracování a vyhodnocení pylových vzorků

Mechové polštáře byly uchovávány v uzavíratelných sáčcích v lednici při teplotě cca 2 °C. Zpracování probíhalo v laboratoři MU v Brně standardním způsobem za použití KOH pro rozvolnění organické hmoty, HF pro odstranění křemičitých částí a acetolyzační směsi která slouží k odstranění organického materiálu kromě sporopoleninu. Pylové vzorky byly dále kvůli uchování přeloženy do glycerinu. Po tomto zpracování zůstala i přes přidání HF v 11 vzorcích zrnka písku, která znemožňovala identifikaci pylových zrn. Je pravděpodobné, že se to stalo v důsledku sbírání mechových polštářů i s bází (s vrstvou zeminy mezi rhizoidy). Nicméně kvůli komplikacím při laboratorním zpracování byly příslušné mechové polštáře sesbírány znovu, tentokrát bez báze (Tabulka 3). Tyto vzorky již po zpracování písek neobsahovaly.

Pylová zrna byla počítána s použitím světelného mikroskopu při zvětšení 400x do minimální sumy 500 pylových zrn dřevin. Byliny byly při součtu opominuty. Pokud v některém vzorku silně převažovala zrna jednoho či dvou taxonů, výsledná celková suma byla vyšší, aby bylo možné detekovat i zrna taxonů s nižší produktivitou či minoritně zastoupené taxony. Identifikace probíhala s pomocí klíčů (Moore et al. (1991), Beug (2004)) a srovnávací pylové sbírky Katedry botaniky PŘF UK. Pylová zrna byla určována do tzv. pylových taxonů, které se v některých případech shodují s určením rostliny do druhu, jindy do pylového taxonu patří více druhů jednoho rodu či celá čeleď. Pokud je tomu tak, není možné přesně stanovit, k jakému druhu rostliny dané pylové zrnko patří (Tabulka 4). S pylovými daty bylo dále zacházeno v rámci pylových taxonů dle Beuga (Beug 2004).

Tabulka 4 Druhy dřevin vyskytující se na Křivoklátsku náležící k danému pylovému typu. Zdroj: Beug (2004), lesnická data Lesy ČR

Pylový typ	Obsažené druhy	Pylový typ	Obsažené druhy
Abies	<i>Abies alba</i> <i>Abies grandis</i>	Populus	<i>Populus alba</i> <i>Populus nigra</i>
Acer	<i>Acer platanoides</i> <i>Acer pseudoplatanus</i> <i>Acer campestre</i>	Quercus robur-pubeszens	<i>Populus tremula</i> <i>Quercus robur</i> <i>Quercus petraea</i>
Aesculus hippocastanum	<i>Aesculus hippocastanum</i>	Robinia pseudacacia	<i>Robinia pseudacacia</i>
Alnus	<i>Alnus glutinosa</i> <i>Alnus incana</i>	Salix	<i>Salix alba</i> <i>Salix fragilis</i>
Betula	<i>Betula pendula</i>	Sambucus nigra	<i>Sambucus nigra</i> <i>Sambucus racemosa</i>
Carpinus betulus	<i>Carpinus betulus</i>	Taxus	<i>Taxus baccata</i>
Castanea	<i>Castanea sativa</i>	Tilia	<i>Tilia cordata</i> <i>Tilia platyphyllos</i>
Cornus sanguinea	<i>Cornus sanguinea</i>	Ulmus	<i>Ulmus laevis</i> <i>Ulmus glabra</i> <i>Ulmus minor</i>
Corylus	<i>Corylus avellana</i>	Sorbus group	<i>Sorbus sp.</i> <i>Crataegus sp.</i> <i>Prunus sp.</i>
Euonymus	<i>Euonymus europea</i>		
Fagus	<i>Fagus sylvatica</i>		
Fraxinus excelsior	<i>Fraxinus excelsior</i>		
Juglans	<i>Juglans regia</i>		
Larix	<i>Larix decidua</i> <i>Pseudotsuga menziesii</i>		
Picea	<i>Picea abies</i>		
Pinus sylvestris	<i>Pinus sylvestris</i> <i>Pinus nigra</i> <i>Pinus strobus</i>		

5.3. Vegetační data

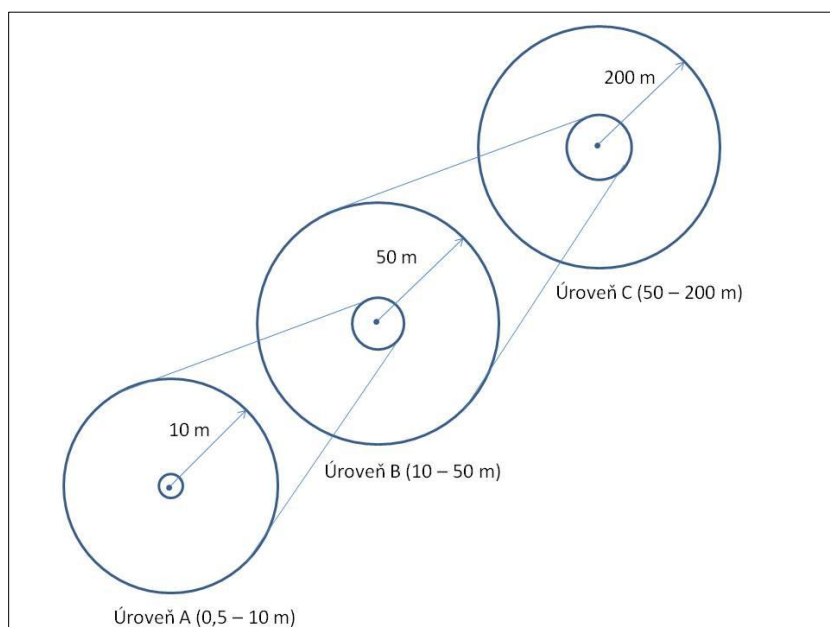
5.3.1. Metoda mapování vegetace

Primárním úkolem bylo stanovit vhodnou metodu získání vegetačních dat, jejichž výslednou formu měly představovat proporce jednotlivých taxonů v jednotlivých soustředných prstencích se středem v místě odebrání mechového polštáře. Aby bylo zřejmé, do jaké míry jsou získané lesnické mapy důvěryhodné a podrobné, bylo potřeba nejdříve tato data ověřit v terénu. Ověření bylo provedeno na podzim roku 2012 náhodným výběrem bodů v okolí Nižboru a porovnání skutečnosti s lesnickými mapami. Závěrem byla zjištěna, že výměry a struktura jednotlivých porostních skupin se od sebe velmi liší a současně se jeden teoretický celek může nacházet na více místech, přičemž podrobnější data, která by tento fakt uměla rozlišit, jsem neměla k dispozici. Protože u takových nebo příliš rozsáhlých porostních skupin by pouze z map nebylo možné ani přibližně určit, kde se ve vymezeném celku jednotlivé druhy nachází (obvykle nejsou rozmístěny homogenně, ale ve shlucích), dala jsem přednost podrobnějšímu terénnímu mapování, které by bylo možné aplikovat stejným způsobem na všechny lokality.

Metoda mapování vegetace je dále vysvětlována dosti podrobně, protože byla vytvořena zcela nově, aby byla vhodná pro tuto konkrétní studii. Hlavním důvodem k vyvinutí metody odlišné od již použitých bylo zaměření na dřevinné taxony a tedy i na ně navázaný typ vegetace – lesní porosty. Většina předchozích studií měla za cíl odhad PPE bylin i dřevin zároveň (např. Broström et al. 2004, von Stedingk et al. 2008, Bunting et al. 2013), a tedy i metody sběru vegetačních dat k tomu byly uzpůsobeny.

Při vytváření metody mapování vegetace jsem brala v úvahu předpoklad modelu, který uvažuje, že vegetace, která je k mechovému polštáři blíže, ovlivňuje pylové spektrum více než vzdálenější vegetace (např. Prentice & Parsons 1983, Prentice 1985, Sugita 1993, 1994). Proto jsem se zaměřila na získání co nejpřesnější informace o složení a abundanci vegetace v bezprostředním a bližším okolí středu lokality. Současně bylo potřeba uvažovat fyzickou proveditelnost mapování za dobu dvou vegetačních sezon s dispozicí 0-2 dalších pomocníků. Mapování probíhalo na 3 úrovních v závislosti na vzdálenosti od středu lokality (Obrázek 9). Mapování na úrovni A jsem převzala z metody vyvinuté skupinou kolem J. Bunting z Univerzity v Hullu (Bunting et al. 2013). V praxi jsem tento postup mohla sledovat v létě 2011 v jižním Německu, kde probíhal výzkum zaměřený na odhad pylových produktivit v rámci tzv. Cracles Project (Bunting et al. 2013). Způsob mapování na úrovni B a C jsem sestavila s ohledem na heterogenitu vegetace na lokalitách a předpokládané vzdálenosti RSAP pro dřevinné taxony v lesním prostředí (Sugita 1994, Calcote 1995).

Sběr vegetačních dat byl proveden v létě r. 2013 a 2014 (vždy maximálně do konce září, aby se zamezilo změnám velikosti korun vlivem podzimního opadu listí a chybám v určování druhů v bezlistém stavu). Dvě lokality (lokalita č. 8 a 9) bylo nutné po pečlivém zvážení kvůli příliš extrémnímu terénu (strmé svahy) a nadměrnému množství mladých jedinců, které ještě neprodukují pyl, vyloučit.



Obrázek 9 Náskres popisuje úrovně mapování dřevinné vegetace na lokalitách. Úroveň A se týká vzdálenosti od 0,5 do 10 metrů, úroveň B zahrnuje vzdálenost od 10 do 50 metrů a úroveň C navazuje se vzdáleností do 200 metrů.

V terénu jsem zaznamenávala procentuální složení taxonů v porostu a míru zakrytí nebe korunami (na škále 1-10), obojí buď na vytyčené ploše nebo transektu v závislosti na úrovni mapování (viz

následující podkapitoly). Zvláště při mapování na úrovni A jsem při záznamu opomíjela dřeviny, které s velkou pravděpodobností nedosahovaly dospělého věku, a tedy neprodukovaly pyl. V případě pochybností jsem odhad věku konkrétní dřeviny provedla pomocí vzorců v tabulce (Tabulka 5) dosazením změřené hodnoty obvodu kmene v prsní výšce. Hodnoty věku dospělosti jednotlivých druhů dřevin jsou uvedeny v tabulce (Tabulka 2). Při mapování na úrovni B a C jsem již nepostupovala tak podrobným postupem. S rostoucí vzdáleností od středu lokality a současně i zmenšujícím se poměru mezi plochou prstence a plochou koruny jednoho jedince se snižuje příspěvek jednoho jedince do pylového spektra a tudíž by bylo z hlediska efektivity práce redundantní přeměřovat každou spornou dřevinu. Dřeviny, které byly jasně mladší než stanovený věk (Tabulka 2) nebyly však zaznamenány ani na těchto úrovních mapování.

Tabulka 5 Vzorce pro odhad věku dřevin. o=obvod kmene v prsní výšce. Kategorie „Ostatní“ se vztahuje ke všem ostatním taxonům, pro které neexistuje samostatná rovnice. (zdroj: Odhad stáří stromů 2014)

Dřevina	Vzorec pro odhad věku
Borovice	$= (o/13) - 6$
Buk	$= (o/16) - 2,5$
Jedle	$= (o/14) - 3$
Smrk	$= (o/13) - 3,5$
Ostatní	$= o/25,4$

Úroveň A - Vegetační data do 10 metrů od středu lokality

Pro záznam vegetace vyskytující se do 10 m od středu lokality jsem použila formulář poskytnutý M. Farrel z Univerzity v Hullu (Příloha 1, Obrázek 23). Zakresluje se do něj umístění korun v závislosti na vzdálenosti od středu lokality, jejich rozloha a příslušnost k druhu, jak je patrné z Přílohy 2 (Obrázek 24). Pro přesnější záznam jsem ve vzdálenosti 10 metrů na osmi světových stranách umístila barevné fáborky a na jednu ze světových stran položila lanko s vyznačenými úseky po jednom metru, abych měla lepší představu o rozmístění korun v rámci vyznačených výseků. Zakreslené záznamy byly digitalizovány a v rámci prstenců spočítána plocha korun jednotlivých taxonů. Plocha překrývajících se korun byla stejnoměrně rozdělena mezi zúčastněné taxony.

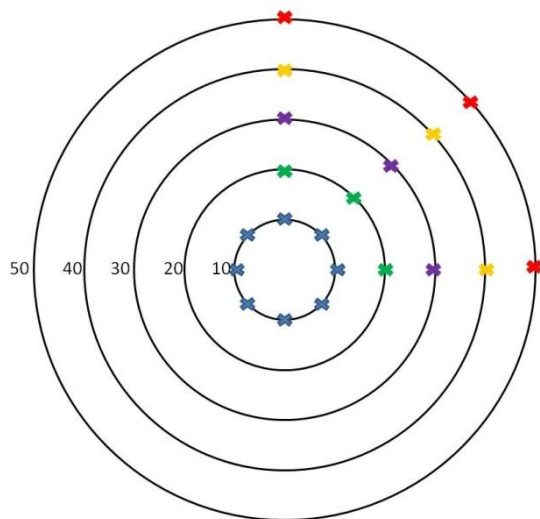
Úroveň B - Vegetační data 10 - 50 metrů od středu lokality

Při mapování dřevin na úrovni B jsem odhadovala procentuální složení jednotlivých druhů dřevin ve výsecích označených fáborky po 10 m (1/8 příslušného prstence), jak je naznačeno na nákresu (Obrázek 10). Reálná situace je patrná z dalšího obrázku (Obrázek 11). V těchto výsecích jsem také odhadovala míru zakrytí oblohy korunami na škále 1-10 jako zástupnou proměnnou pro pokryvnost (1=10 % zakrytí oblohy, 10=100 % zakrytí oblohy).

Úroveň C - Vegetační data do 200 metrů od středu lokality

Mapování na úrovni C probíhalo procházením transektů od 50 do 200 metrů na 8 světových stran (S, SV, V, JV, J, JZ, Z, SZ). Zaznamenávala jsem opět procentuální složení dřevin a odhad zakrytí oblohy korunami v 4 úsecích ve vzdálenostech 50-60 m, 60-100 m, 100-140 m a 140-200 m. Pokud se v rámci úseků porost výrazně změnil, byla poznamenána změna složení a vzdálenost, ve které nastala. Vzdálenost a směr byly určovány krokováním a pomocí kapesního GPS přístroje a buzoly.

Šířka transektu záležela na hustotě stromů v porostech, do stran jsem tedy odhadovala složení až tam „kam dohlédnu“, cca od 30 do 80 m.



Obrázek 10 Náskres označení vzdáleností a světových stran fáborky (barevné křížky). Kvůli orientaci v terénu vždy jedna barva náležela stejné vzdálenosti. Výsečí je rozuměna část ohraničená 4 nejblíže fáborky, vždy 2 patřící stejné vzdálenosti. Vzdálenosti jsou uvedeny v metrech.



Obrázek 11 Reálná podoba značení vzdáleností fáborky v terénu (šipky). Vzdálenost mezi fáborkou je 10 m.

5.4. Analýza dat

5.4.1. Vstupní data ERV modelu

Pro ERV-submodel 1 a 2 jsou vstupními daty modelu pylové proporce a zvážené vegetační proporce. Tyto submodely opomíjejí prostor, který není zdrojem pylu, jako jsou vodní plochy, skalnaté výchozy, v případě této studie i louky, pole, paseky, ale také i plocha, kterou zaujímají taxony vyloučené z analýzy. Při každé manipulaci s počtem taxonů je potřeba vegetační data pro ERV-submodel 1 a 2 upravit, tak, aby součet zastoupení taxonů na každé lokalitě tvořil vždy 1. Vstupní data submodelu 3 jsou pylové proporce a absolutní vegetační abundance včetně plochy neprodukující pyl. Pro lepší orientaci v termínech viz Tabulka 6.

Tabulka 6 Vysvětlení termínů týkajících se vegetačních dat

Typ vegetačních dat	Popis termínu
Vegetační proporce	Proporce daných taxonů v ploše jednotlivých prstenců s vyloučením plochy neprodukující žádný pyl a plochy taxonů vyloučených z analýzy, vstupní data pro ERV.Analysis.v1.2.3.exe
Absolutní vegetační abundance	Proporce vybraných taxonů v ploše jednotlivých prstenců včetně plochy neprodukující pyl a plochy taxonů vyloučených z analýzy, vstupní data pro ERV.Analysis.v1.2.3.exe
Zvážené vegetační proporce	Vzdálenostně zvážená vstupní data, opět přepočítaná tak, aby celek byl roven 1 a připravená pro vstup do ERV modelu
Zvážené vegetační abundance	Vzdálenostně zvážená vstupní data připravená pro vstup do ERV modelu
Upravené vegetační proporce	Vegetační proporce po upravení v ERV submodelu 1

Pro odhad byl použit počítačový program ERV.Analysis.v1.2.3.exe (Sugita, nepublikováno). Tento program vyvinutý speciálně pro tyto účely umožňuje analýzu dat pomocí všech tří ERV submodelů. Vstupní data programu zahrnují soubory s tabulkami obsahující pylové počty z jednotlivých lokalit v absolutních jednotkách, tabulku taxonů s přiřazenými spadovými rychlostmi a sadu souborů jednotlivých lokalit, kde každý soubor obsahuje průměrnou abundanci vegetace v jednotlivých prstencích pro každý taxon zahrnutý do analýzy. Program vyžaduje soubory formátu csv.

Tabulka 7 Parametr spadové rychlosti pro pylová zrna jednotlivých taxonů vybraných dřevin

Taxon dřevin	Spadová rychlost (m/s)	Zdroj
Abies alba	0.120	Eisenhut 1961
Acer	0.056	Sugita 1993, 1994
Alnus	0.021	Eisenhut 1961
Betula pendula	0.024	Eisenhut 1961
Carpinus betulus	0.042	Eisenhut 1961
Corylus avellana	0.025	Gregory 1961
Fagus sylvatica	0.055	Gregory 1961
Fraxinus excelsior	0.022	Eisenhut 1961
Picea abies	0.056	Eisenhut 1961
Pinus	0.031	Eisenhut 1961
Quercus	0.035	Eisenhut 1961
Tilia	0.032	Gregory 1961
Ulmus	0.032	Gregory 1961

5.4.2. Výběr taxonů

Prvním kritériem výběru taxonů pro vstup do ERV-analýzy byla jejich přítomnost minimálně na polovině lokalit (12) současně v pylových i vegetačních datech (Broström et al. 2008). Druhým kritériem byla celistvost a délka gradientu pylových a vegetačních hodnot. Tyto parametry byly zjištěny vnesením vegetačních a pylových dat všech těchto 14 vybraných taxonů do grafu. Provedení předběžné ERV-analýzy umožnilo odhadnout vzdálenost RSAP, ve které byla data

porovnávána. S pomocí těchto diagramů byly identifikovány taxony vhodné k samotné ERV analýze. Ne všechny taxony totiž mají pokrytí gradientu hodnot takové, aby vyhovovalo spolehlivému odhadu PPE. Problémem může být krátký či přerušovaný gradient doplněný navíc o několik více či méně odlehlých hodnot, které mohou velmi lehce, a tak i nesměrodatně ovlivnit sklon přímky.

5.4.3. Nastavení parametrů ERV-analýzy

Metodou vzdálenostního zvážení vegetace byl vybrán Prentice model. Prentice-Sugita model je z používaných vzdálenostních vážení teoreticky nejpřesnější z důvodu zahrnutí disperzních parametrů pylových zrn. Použité hodnoty spadových rychlostí jsou spolu se zdroji uvedeny v tabulce (Tabulka 7).

ERV program začíná parametry odhadovat pro všechny lokality ve stejné vzdálenosti. Jako výchozí si tedy volí takový prstenec, který na všech lokalitách obsahuje nenulová vegetační data. V použitém souboru dat je to prstenec ve vzdálenosti 8 – 9 m od středu lokality, ačkoli poloměr korunového okénka byl ve skutečnosti u naprosté většiny lokalit do 3 m. Vzdálenost od středu lokality do prvního započítaného prstence je definována jako poloměr sedimentační pánve R (Rovnice 2). Vegetační data ze všech lokalit byla v prstencích odečítána od této vzdálenosti do maximální mapované vzdálenosti (200 m). Šířka prstenců byla stanovena ve vzdálenosti 0,5-10 m od středu lokality na 1 metr, ve vzdálenosti 10-200 m na 10 metrů. Metodicky by bylo v terénu časově náročné odečítat vegetaci po 10 m, proto jsou pro prstence spadající do stejné snímkovací vzdálenosti (60-100 m, 100-140 m a 140-200 m) použity shodné hodnoty.

Rychlost větru byla stanovena na 3 m/s. Tato hodnota spadá do rozmezí rychlostí větru nad korunami stromů (2-6 m/s (Tauber 1965)) (Obrázek 2) a je konzistentní s mnoha předchozími studiemi (např. Broström et al. 2004, Mazier et al. 2008, von Stedingk et al. 2008).

5.4.4. Volba referenčního taxonu

Pro odhad PPE v ERV analýzách byly vybrány takové taxony, které se jak v pylových spektrech, tak současně i ve vegetaci vyskytovaly alespoň na polovině lokalit (Broström et al. 2004). Jako referenční taxon (PPE=1) byl stanoven *Quercus*, protože byl přítomen v pylu i ve vegetaci na všech lokalitách a zároveň nepatří (např. Soepboer et al. 2007, Abraham & Kozáková 2012) k extrémně vysokým či nízkým producentům pylu. *Quercus* je také taxonem, pro který v současnosti existuje v Evropě více hodnot PPE, což znamená možnost přepočítání a porovnání PPE hodnot dřevin s hodnotami z ostatních studií. Pylový taxon *Quercus petrae-pubescentis* má oproti nejčastěji používaným *Poaceae*, který se skládá z mnoha rodů travin, tu výhodu, že se na Křivoklátsku (a až na místa, kde se vyskytuje také *Q. pubescens* i všude jinde) sestává pouze ze dvou poměrně blízce příbuzných taxonů *Q. robur* a *Q. petraea*. Navíc na lokalitách nebyl taxon *Poaceae* nikterak hojný, na některých se dokonce vyskytoval jen velmi sporadicky.

5.4.5. Stanovení RSAP

Stanovení vzdálenosti RSAP je důležitou součástí procesu odhadu PPE, protože určuje vzdálenost, ve které jsou PPE odečítány a tedy i výši jejich hodnot. Stanovení vzdálenosti RSAP bylo provedeno vizuálně z grafu funkce maximální věrohodnosti. RSAP bylo určeno ve vzdálenosti, kde křivka funkce maximální věrohodnosti dosáhla svého minima a již dále významně nestoupala. Křivka submodelu, která dosáhla nejnižší hodnoty, pomohla určit submodel nejvhodnější pro odhad PPE.

5.4.6. Odhad PPE a pylového pozadí

Hodnoty PPE jsou odhadovány pro každý taxon a prstenec zvlášť. Protože hodnoty PPE a jejich směrodatné odchylky se i za vzdáleností RSAP lehce mění, výsledné hodnoty jsou průměrnými hodnotami získanými od vzdálenosti RSAP do maximální mapované vzdálenosti (zde 200 m) podle např. Broström et al. (2004) nebo Mazier et al. (2008).

6. Výsledky

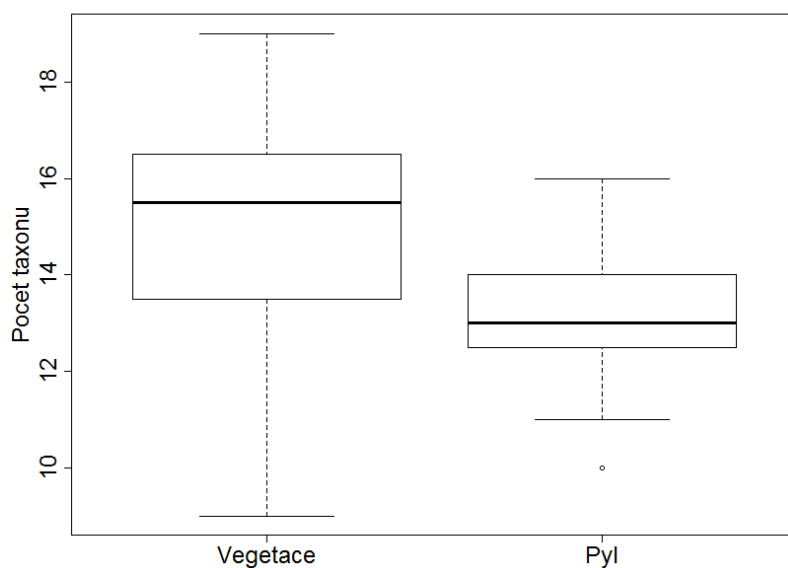
6.1. Zastoupení a diverzita dřevin ve vegetaci a pylových spektrech

Získaná procentuální vegetační a pylová data pro 14 taxonů (a sběrnou skupinu taxonů dřevin „Ostatní“) z 24 lokalit jsou shrnuta v pruhovém grafu níže (Obrázek 13). Pylové počty spočítané pro jednotlivé lokality jsou uvedeny v tabulce (Tabulka 8).

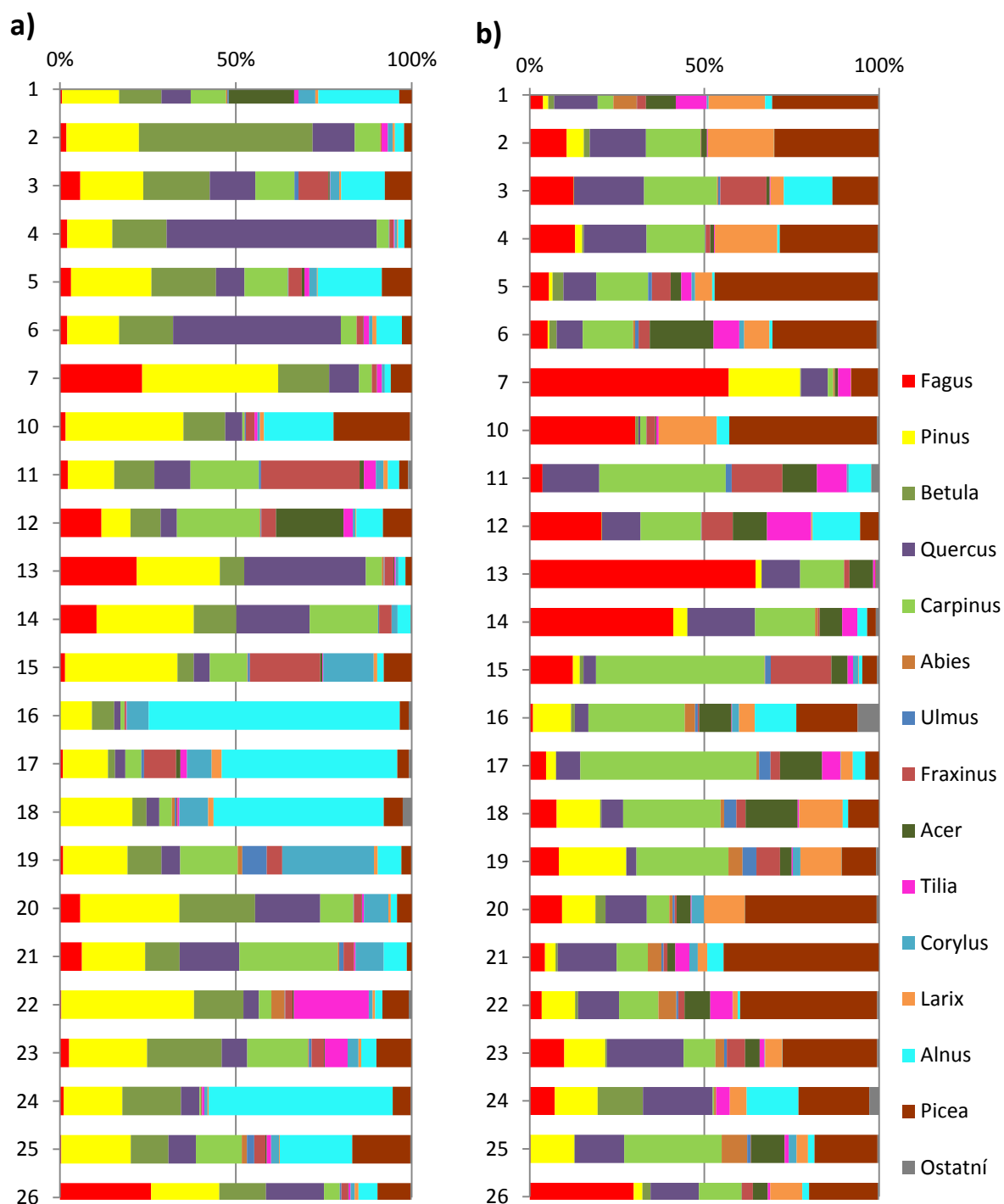
Tabulka 8 Pylové počty spočítané pro každou lokalitu. První řádek představuje číslo lokality, druhý příslušný celkový počet spočítaných pylových zrn, třetí sumu po odečtení bez pylových zrn vyloučených dřevinných taxonů. Minimální počet je 500 pylových zrn na vzorek.

1	2	3	4	5	6	7	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
500	500	587	720	505	535	706	579	500	500	504	624	500	675	500	589	548	572	500	564	509	649	538	634
500	500	587	719	505	535	706	576	494	500	504	622	500	669	481	574	547	572	500	559	508	647	536	632

Celková diverzita dřevin na lokalitách čítala ve vegetačních datech 24 taxonů, v pylových datech 16 taxonů. Medián počtu taxonů na lokalitách je ve vegetačních datech 15,5 taxonu a v pylových datech 13 taxonů (Obrázek 12).



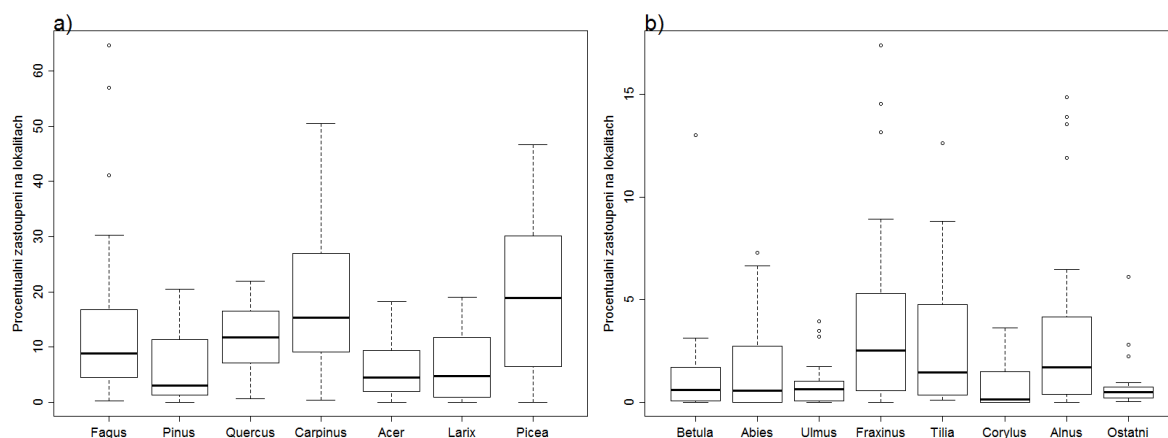
Obrázek 12 Krabicové diagramy ukazují srovnání počtu dřevinných taxonů ve vegetačních a pylových datech přítomných na 24 lokalitách v okruhu 200 m od středu lokality. Rozsah počtu taxonů je u vegetačních dat širší než u pylových dat.



Obrázek 13 Pruhové grafy procentuálního zastoupení taxonů na jednotlivých lokalitách pro a) pylová data (celek je počet spočítaných pylových zrn), b) vegetační proporce (celek je obsah kruhu o poloměru 200 m). Sběrná skupina taxonů „Ostatní“ obsahuje taxony, které byly přítomny jen na 12 a méně lokalitách. Jejich výčet je uveden dále v textu.

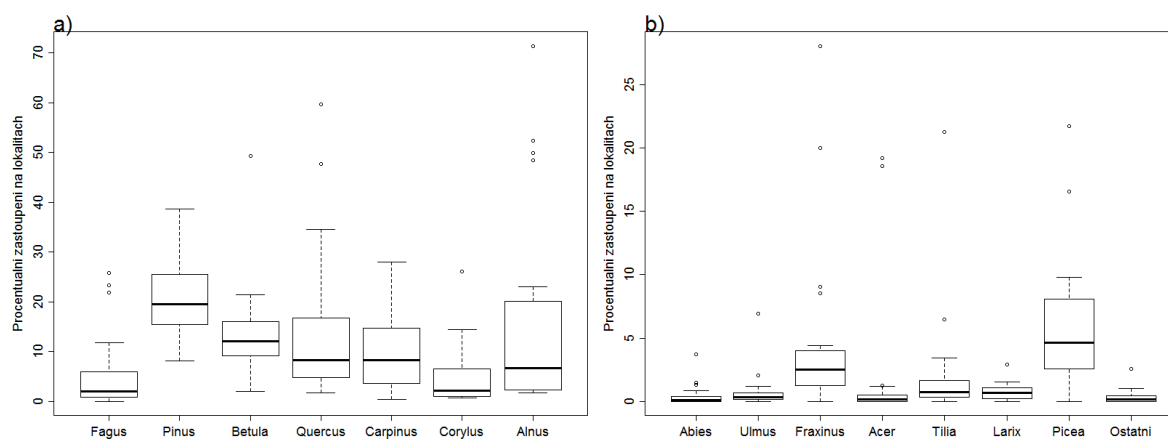
6.2. Zastoupení běžných taxonů

Největší rozsah hodnot ve vegetačních datech má *Fagus* (0,3-64,7 %), *Carpinus* (0,4-50,5 %) a *Picea* (0-46,7 %) (Obrázek 14a). Tyto taxony také na drtivé většině lokalit převažují nad ostatními. Nejmenší rozsah má naopak *Ulmus* (0-3,95 %), *Corylus* (0-3,6 %), *Abies* (0-7,3 %) a skupina taxonů „Ostatní“ (0-6,1 %), (Obrázek 14b).



Obrázek 14 Vegetační proporce jednotlivých taxonů a rozsah hodnot zastoupení na 24 lokalitách v okruhu o poloměru 200 m od středu lokality. Taxony jsou rozděleny podle míry rozsahu hodnot do dvou obrázků. a) Taxony s velkým rozsahem hodnot b) Taxony s malým rozsahem hodnot.

Největší rozsah v pylových datech má *Alnus* (1,7-71,4 %), *Quercus* (1,8-59,7 %) a *Betula* (2,1-49,4 %) (Obrázek 15a). Nejnížší rozsah hodnot mají taxony *Abies* (0-3,7 %), *Larix* (0-2,9 %) a „Ostatní“ (0-2,5 %) (Obrázek 15b). *Abies* má tedy velmi nízké zastoupení jak v pylových, tak i ve vegetačních datech, stejně jako např. *Ulmus*.



Obrázek 15 Pylové proporce jednotlivých taxonů a rozptyl hodnot na 24 lokalitách v okruhu o poloměru 200 m. Taxony jsou rozděleny podle míry rozsahu hodnot do dvou obrázků. a) Taxony s velkým rozsahem hodnot. b) Taxony s malým rozsahem hodnot.

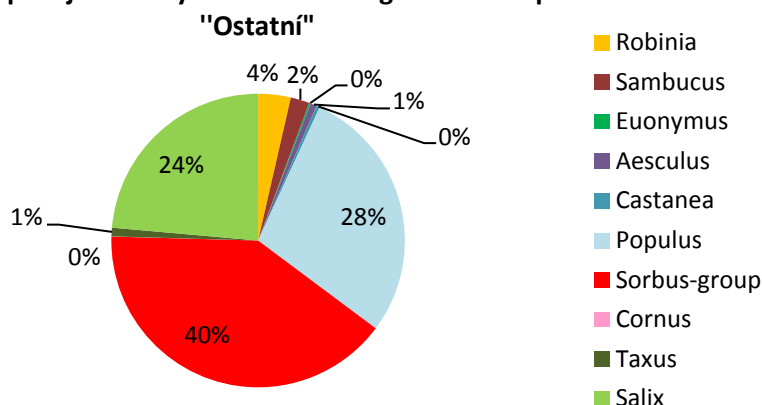
6.3. Zastoupení vzácných taxonů

Skupina taxonů „Ostatní“ (Obrázek 13) zahrnuje taxony, které se vyskytly v pylu i ve vegetaci na méně než 12 lokalitách. Jsou to tyto taxony: *Robinia*, *Sambucus*, *Euonymus*, *Aesculus*, *Castanea*, *Juglans*, *Populus*, *Sorbus-group*, *Cornus sanguinea*, *Taxus* a *Salix*. Ve vegetaci jsou zastoupeny maximálně 6,10 % a v pylu 2,5 % na jednu lokalitu. Nejvyšší procentuální zastoupení má ve vegetaci

ve skupině „Ostatní“ taxon nazvaný podle pylového taxonu *Sorbus-group*, do které patří zástupci rodů *Sorbus*, *Crataegus* a *Prunus* (viz Tabulka 4 v kapitole 5.2 Pylová data) s 40% zastoupením (viz Obrázek 16). Procentuální zastoupení je zde vztaženo k celkovému součtu počtu m² pokryvnosti výše uvedených taxonů „Ostatní“ na všech lokalitách. Dalšími taxony, které ve skupině „Ostatní“ tvoří s taxonem *Sorbus-group* většinu, jsou *Populus* (28 %) a *Salix* (24 %). Naopak ve vegetaci nejméně zastoupené jsou taxony *Euonymus*, *Aesculus hippocastanum*, *Castanea* a *Cornus sanguinea*, které zaujímají méně než 1 % a také byly přítomny pouze na jedné lokalitě (Tabulka 9). *Juglans* se ve vegetaci nevyskytl vůbec.

Součet pylových zrn taxonů ze skupiny „Ostatní“ byl pouze 49 pylových zrn. Z toho počtu téměř 50 % tvoří *Sambucus*, 26 % *Salix*, 16 % *Sorbus-group* a 10 % *Juglans*. Zbylé taxony se v pylových datech neobjevily.

Zastoupení jednotlivých taxonů ve vegetaci ve skupině



Obrázek 16 Kruhový diagram ukazuje procentuální zastoupení taxonů ve vegetačních datech ve sběrné skupině „Ostatní“. Celék je stanoven jako součet m², které pokrývala vegetace daných taxonů na všech lokalitách.

6.4. Výběr taxonů pro ERV analýzu

Prvním kritériem výběru taxonů pro vstup do ERV-analýzy byla jejich přítomnost minimálně na polovině lokalit (12) současně v pylových i vegetačních datech (Broström et al. 2004). Jsou to tyto: *Abies*, *Acer*, *Alnus*, *Betula*, *Carpinus*, *Corylus*, *Fagus*, *Fraxinus*, *Larix*, *Picea*, *Pinus*, *Quercus*, *Tilia* a *Ulmus* (Tabulka 9).

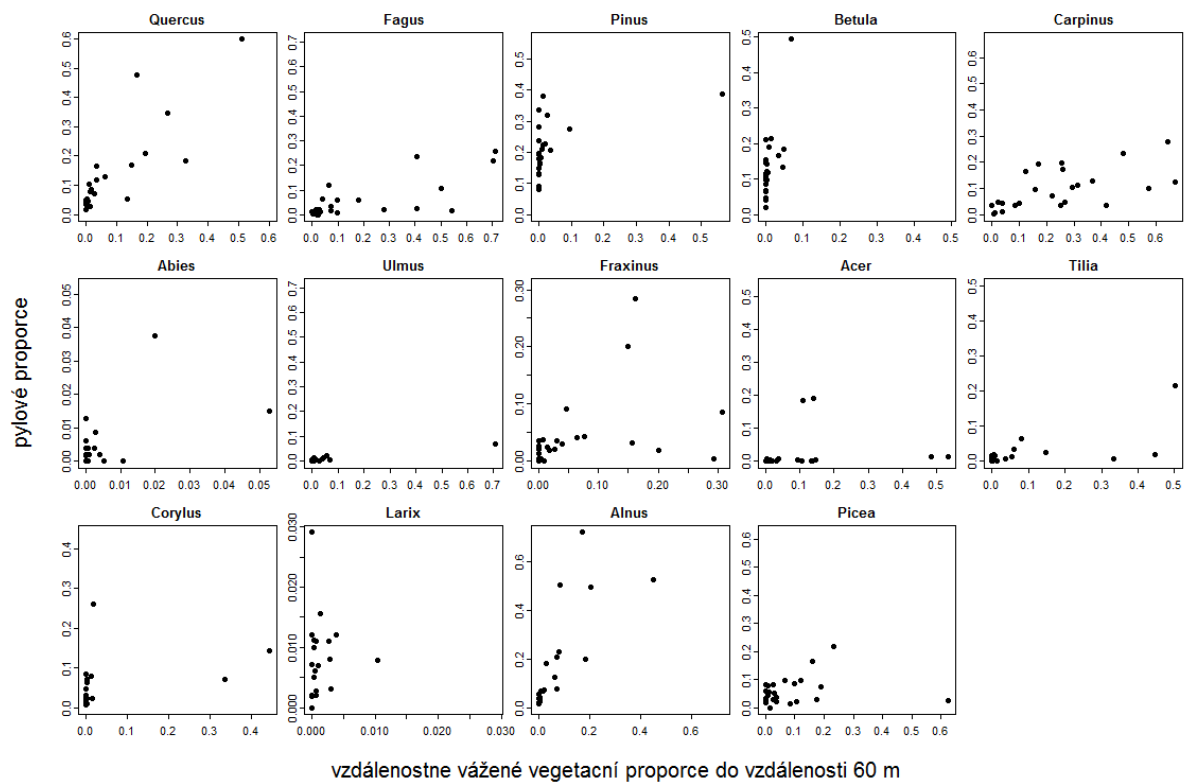
Tabulka 9 Počet lokalit, na kterých se dané taxony vyskytly v pylových (Pyl) nebo vegetačních datech (Vegetace). Tučně jsou označeny taxony vybrané pro ERV-analýzu. Celkový počet lokalit se rovná 24.

Taxon	Abies	Acer	Aesculus	Alnus	Betula	Carpinus	Castanea	Cornus	Corylus
Pyl	12	15	0	24	24	24	0	0	24
Vegetace	17	23	1	22	22	24	1	1	15
Taxon	Euonymus	Fagus	Fraxinus	Juglans	Larix	Picea	Pinus	Populus	
Pyl	0	22	22	4	19	23	24	0	
Vegetace	1	24	23	0	21	23	22	10	
Taxon	Quercus	Robinia	Salix	Sambucus	Sorbus group	Taxus	Tilia	Ulmus	
Pyl	24	0	4	5	3	0	22	19	
Vegetace	24	3	8	7	23	2	24	19	

Druhým kritériem byla celistvost a délka gradientu pylových a vegetačních hodnot. Tyto parametry byly zjištěny vnesením vegetačních a pylových dat všech těchto 14 vybraných taxonů do grafu. Korelační diagramy (Obrázek 17) znázorňují vstupní data pro ERV-submodel 1 a 2 (vzdálenostně zvážené vegetační proporce na ose x a pylové proporce na ose y) pro jednotlivé vybrané taxony. Provedení předběžné ERV-analýzy umožnilo odhadnout vzdálenost RSAP, ve které byla data porovnávána (60 m). S pomocí těchto diagramů byly identifikovány taxony vhodné k samotné ERV analýze. Taxony *Abies*, *Acer*, *Corylus*, *Larix* a *Picea* (Obrázek 17), měly krátký či přerušovaný gradient doplněný navíc o několik více či méně odlehlých hodnot, které mohou nesměrodatně ovlivnit sklon přímky PPE. Tyto taxony byly proto z další analýzy vyloučeny.

Pinus má poměrně dlouhý a celistvý gradient hodnot s jednou odlehlou hodnotou, která představuje lokalitu č. 7. Tato lokalita je abnormálně poměrně vysokým zastoupením *Pinus* ve vegetaci, která může být způsobena kalamitou v r. 2012-2013, tedy v době mezi odebráním mechového polštáře a mapováním vegetace. Přímo v zóně A a B (do 10 a 50 m od místa sběru mechového polštáře) zde popadalo a následně bylo lesníky odstraněno několik vzrostlých buků. Borovice tedy zaujímá procentuálně vyšší zastoupení ve vegetaci než tomu tak v době sedimentace pylu ve skutečnosti bylo. Z důvodu zavádějících vegetačních dat jsem se rozhodla tuto lokalitu ze souboru dat vyřadit.

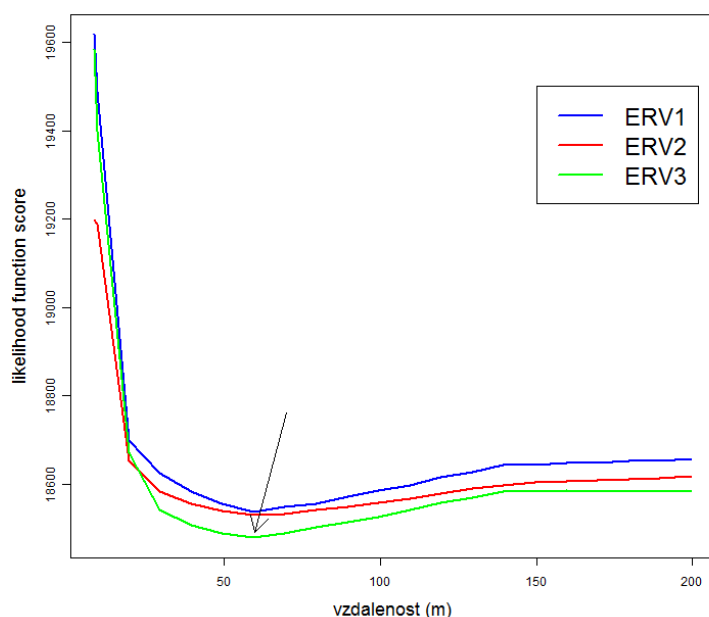
Data s 9 vybranými taxony představují průměrně 86 % celkové pylové sumy a 63 % vegetačního zastoupení na 23 lokalitách zahrnutých do analýzy. Vyloučené taxony, které tvoří nejvýznamnější část vegetačních dat nezahrnutých do analýzy je *Picea*, méně pak *Larix* a *Acer*.



Obrázek 17 Korelační diagramy pylových proporcí a vzdálenostně vážených vegetačních proporcí podle Prentice-Sugita modelu. Body představují jednotlivé lokality (celkem 24). V rámci diagramu jednoho taxonu mají obě osy stejná maxima, která se ale mezi taxony liší.

6.5. Relevant Source Area of Pollen (RSAP)

Křivky věrohodnostní funkce pro jednotlivé ERV-submodely mají konzistentní charakter. Nejdříve rapidně klesají, a nejnižšího bodu dosahují na vzdálenosti vizuálně odhadnuté na cca 60 m (Obrázek 18), jak je naznačeno šipkou. Tato vzdálenost byla identifikována jako RSAP. Nejnižších hodnot dosahuje křivka maximální věrohodnosti ERV-submodelu 3, proto byl tento submodel zvolen pro odhad PPE pro tento soubor dat jako nejspolehlivější. Křivky všech submodelů se od nejnižšího bodu s rostoucí vzdáleností opět mírně zvedají a úplné vyrovnání nastává kolem 140 m. Nejmenší opětovný nárůst zaznamenává křivka ERV submodelu 2. Vzdálenost RSAP byla odhadnuta jako rozmezí vzdáleností 60 – 140 m.



Obrázek 18 Graf křivky funkce maximální věrohodnosti pro 3 ERV-submodely. ERV analýza zahrnuje 9 taxonů a 23 lokalit. Nejnižších hodnot křivky funkce věrohodnosti dosahuje ERV-submodel 3 ve vzdálenosti cca 60 m (označeno šipkou) a úplně se vyrovnává kolem cca 140 m. Toto rozmezí vzdáleností je stanoveno jako vzdálenost RSAP.

6.6. Relativní pylové produktivity (PPE) a pylové pozadí

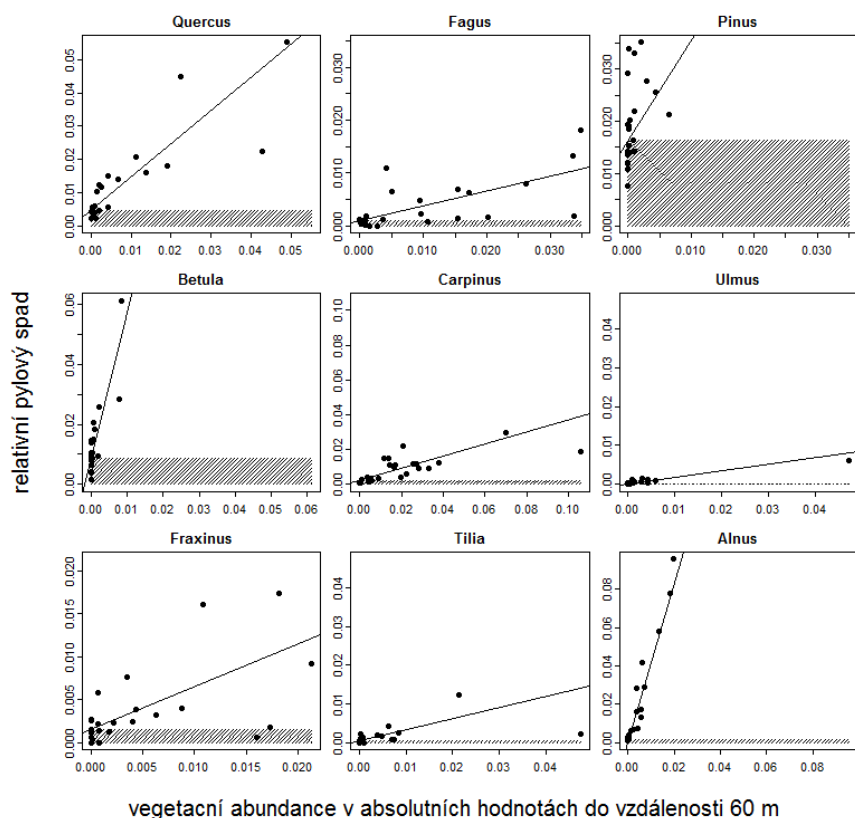
Výsledné hodnoty PPE byly pro 9 vybraných taxonů dřevin (viz výše) spočítány s pomocí ERV-submodelu 3. Hodnoty jsou vztaženy k referenčnímu taxonu *Quercus*. Nejvyšších PPE hodnot dosahují *Betula*, *Alnus* a *Pinus* s PPE vyššími než je referenční taxon. *Fraxinus*, *Carpinus*, *Tilia*, *Fagus* a *Ulmus* mají PPE menší než 1, z nichž *Ulmus* disponuje nejnižší hodnotou 0,21. V tabulce (Tabulka 10) jsou uvedeny všechny hodnoty PPE s jejich směrodatnými odchylkami a hodnotami pylového pozadí. Směrodatné odchylky PPE hodnot nejsou nijak vysoké. U jednotlivých taxonů se pohybují mezi 0,37 u *Pinus* a 0,018 u *Fagus*. Vztah pylu a vegetace je znázorněn korelačními diagramy na obrázku (Obrázek 19).

Všechny taxony mají hodnotu pylového pozadí nižší než 0,02, což se dá považovat za nízké hodnoty. Nejvyšší vykazuje *Pinus* (0,0197), nejnižší *Tilia* (0,0005). Procentuální zastoupení regionálního pylu (pocházejícího z vegetace zpoza RSAP) jednotlivých taxonů jsem spočítala vydělením parametru pylového pozadí celkovým relativním pylovým spadem pro každou lokalitu podle Calcote (1995). Nejvyšší průměrné procentuální zastoupení regionálního pylu vyšlo pro taxony *Pinus* (20 %) a *Betula* (10 %). Řádově nižší zastoupení regionálního pylu vykazují taxony *Quercus* (5,1 %), *Carpinus* (2,4 %), *Alnus* (1,8 %), *Fraxinus* (1,5 %) a *Fagus* (1 %). Nejnižší podíl průměrného regionálního pylu mají *Tilia* (0,5 %) a *Ulmus* (0,2 %). Suma všech proporcí představuje odhad celkového průměrného příspěvku regionálního pylu, což zde činí 43 %.

Tabulka 10 Hodnoty PPE, jejich směrodatné odchylky a hodnoty pylového pozadí odhadnuté pomocí ERV-submodelu 3.

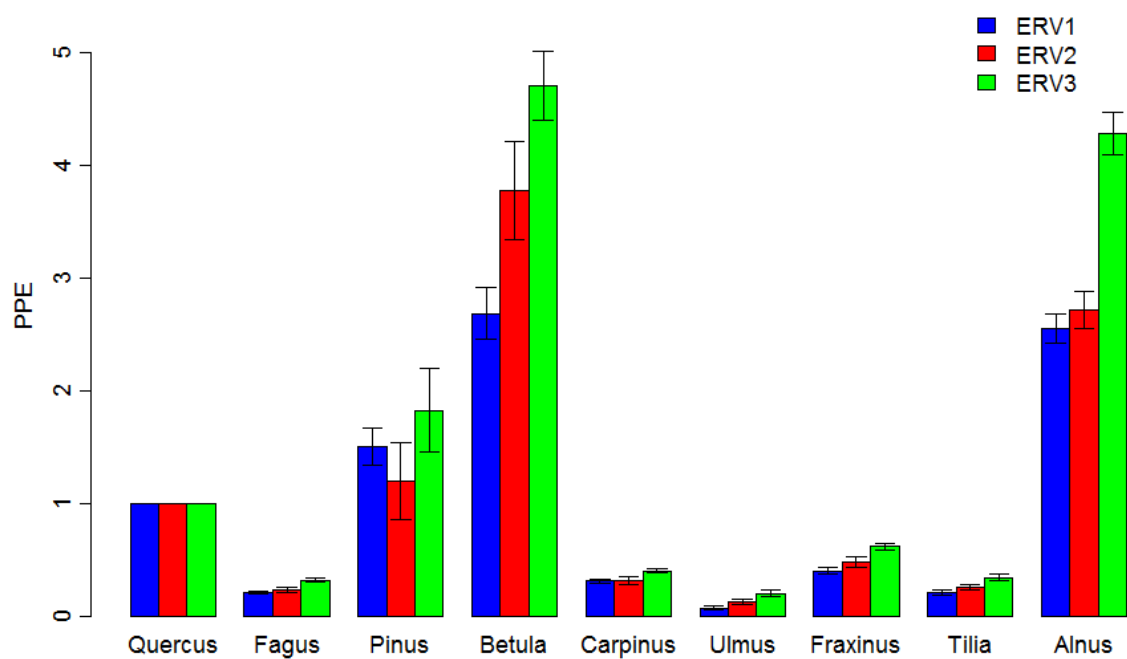
Taxon	ERV-submodel 3		
	PPE	sd (PPE)	pyl. pozadí
<i>Quercus</i>	1	0	0.0050
<i>Fagus</i>	0.3231	0.0177	0.0010
<i>Pinus</i>	1.8293	0.3664	0.0197
<i>Betula</i>	4.7065	0.3012	0.0104
<i>Carpinus</i>	0.4017	0.0178	0.0023
<i>Ulmus</i>	0.2063	0.0307	0.0002
<i>Fraxinus</i>	0.6187	0.0292	0.0015
<i>Tilia</i>	0.3446	0.0273	0.0005
<i>Alnus</i>	4.2835	0.1892	0.0018

Korelační diagramy ERV-submodelu 3 zobrazují vztah relativního pylového spadu a absolutních vegetačních dat pro 9 vybraných taxonů z 23 lokalit, které jsou v grafu reprezentovány jednotlivými body.

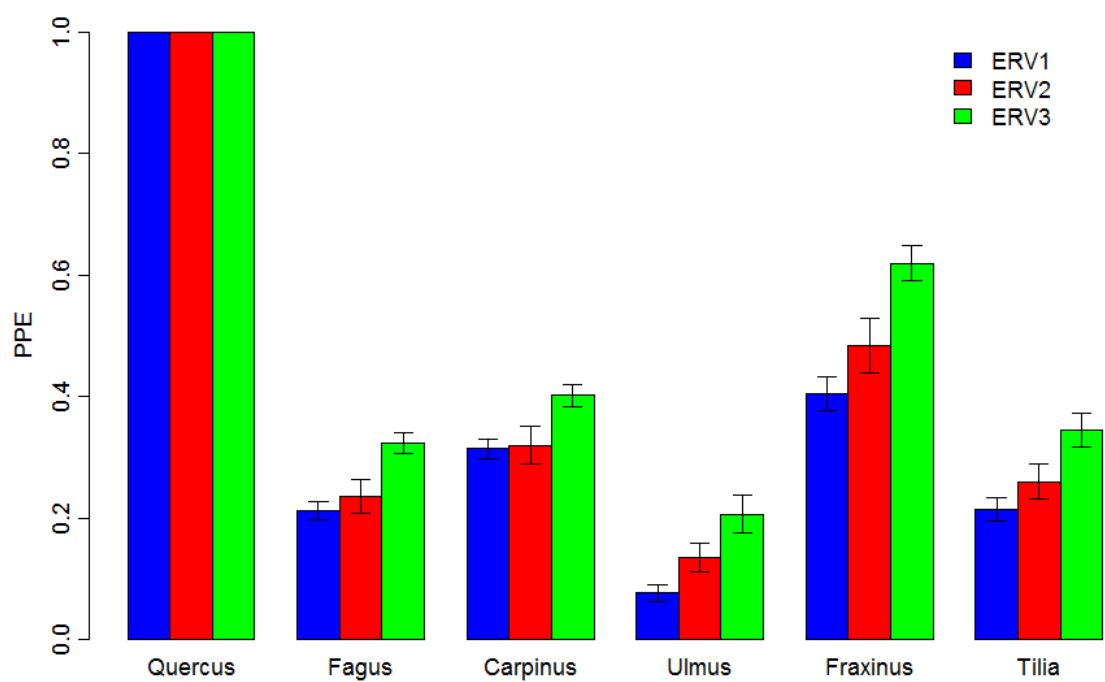


Obrázek 19 Korelační diagram relativního pylového spadu absolutní vegetační abundance v okruhu o poloměru 60 m od středu lokalit. Pro data z 23 lokalit byl použit ERV-submodel 3. Referenčním taxonem je *Quercus*. Sklon přímky představuje PPE, stínování pod průsečíkem s osou y parametr pylového pozadí.

Výsledné PPE hodnoty mají mezi submodely konzistentní charakter. ERV-submodel 3 produkuje systematicky vyšší hodnoty pro všechny taxony než ERV-submodel 1 a 2. S výjimkou *Pinus* také současně platí, s pomocí ERV-submodelu 2 získáme vyšší hodnoty PPE než s pomocí submodelu 1. Je také zřejmé, že čím vyšší jsou hodnoty PPE jednotlivých taxonů, tím více se hodnoty mezi submodely v rámci jednoho taxonu liší. Překryv směrodatné odchylky submodelu 3 se směrodatnou odchylkou obou dalších submodelů lze zaznamenat pouze u taxonu *Pinus*. K překryvu mezi směrodatnými odchylkami hodnot submodelů 1 a 2 dochází u taxonů *Fagus*, *Pinus*, *Carpinus*, *Tilia* a *Alnus*.



Obrázek 20 Srovnání PPE hodnot mezi jednotlivými ERV-submodely. Chybové úsečky v horní části sloupců znázorňují směrodatné odchylky PPE. Quercus je referenčním taxonem.



Obrázek 21 Srovnání PPE hodnot mezi jednotlivými ERV-submodely. Zde kvůli lepší čitelnosti pouze pro taxony s hodnotami menšími než ná referenční taxon Quercus.

7. Diskuze

7.1. Relativní pylové produktivity (PPE)

Nízké hodnoty pylového pozadí a poměrně široký rozsah ve vegetačních a pylových datech taxonů, zahrnutých do ERV-analýzy indikují spolehlivost výsledných hodnot PPE. Výše PPE hodnot jsou reálné, pro žádný taxon nejsou odhadnuty jako extrémně vysoké či nízké. Hodnoty PPE se mezi jednotlivými submodely významně nelišily (obrázek 20 a 21) až na taxony, pro které jsou odhadnuty nejvyšší hodnoty PPE (*Alnus* a *Betula*). *Alnus* a *Fagus* jsou z důvodu širokého pokrytí gradientu hodnot taxony s nejspolehlivějšími PPE (Obrázek 19). Za nejméně spolehlivou hodnotu se dá považovat PPE taxonu *Ulmus*, jehož pokrytí se omezuje na nízké hodnoty a vztah je ovlivněn jednou vysokou hodnotou. Podobný charakter pokrytí gradientu hodnot vykazuje i *Tilia* s rozdílem dvou vysokých hodnot.

ERV submodel 3 poskytuje konzistentně nejvyšší hodnoty. Stejný trend zaznamenali také Broström et al. (2004). Tento submodel pracuje s absolutními vegetačními daty a zahrnuje do výpočtu i plochu neprodukcující pyl včetně plochy taxonů vyloučených z analýzy. Broström et al. (2004) navrhuje, že tato tendence může být způsobena variabilitou v absolutních vegetačních hodnotách. Toto vysvětlení by mohlo být přijatelné i pro výsledky z Křivoklátska, protože vystihuje charakter vegetačních dat na lokalitách.

Směrodatné odchylky se pohybují v rozmezí 0,37 (*Pinus*) a 0,018 (*Fagus* a *Carpinus*). Při srovnání s hodnotami z ostatních studií patří spíše mezi vyšší.

7.2. Pylové pozadí

Sugita (1994) pomocí simulací odhadl, že celkový průměrný podíl pylu majícího původ v rámci RSAP je pouze 30-45 % z celkového pylového spadu. Přesto uvádí, že „tento podíl umožňuje pylovým datům adekvátně odrážet lokální vegetaci“. Tyto hodnoty experimentálně potvrzuje Calcote (1995), který při RSAP cca 100 m došel k hodnotám celkového pylového pozadí 48 %. Soepboer et al. (2007) uvádí podobnou hodnotu pylu pozadí maximálně 46 % při RSAP 800 m. Hodnoty z Křivoklátska odpovídají těmto výsledkům. Celkové pylové pozadí při RSAP 140 m vyšlo jako 43 %. Z toho nejvíce zastoupený je pyl *Pinus* (20 %) a *Betula* (10 %). Ostatní taxony vykazují řádově nižší hodnoty v jednotkách procent a *Tilia* a *Ulmus* mají zastoupení regionálního pylu nižší než 1 %. Ve studii autorů Soepboer et al. (2007) nejvyšších hodnot dosahovaly *Betula*, *Fagus* a *Pinus* (kolem 8 %). Calcote (1995) uvádí hodnoty pylového pozadí pro taxony *Pinus* (27 %), *Betula* (13 %) a *Quercus* (6 %). Nicméně tato studie pochází ze S. Ameriky, takže pylové taxony obsahují rozdílné druhy dřevin.

7.3. Taxony vyloučené z analýzy

Z 25 taxonů, které se objevily v pylových nebo vegetačních datech, bylo vybráno 14 taxonů na základě prezence na nadpoloviční většině lokalit současně v datech pylových i vegetačních. Z důvodu slabé reprezentace tak byly vyloučeny taxony *Robinia*, *Cornus*, *Euonymus*, *Aesculus*, *Populus*, *Salix*, *Sambucus*, *Taxus*, *Castanea* a sběrný taxon *Sorbus-group*. Taxony *Robinia*, *Cornus*, *Euonymus*, *Aesculus*, *Taxus* a *Castanea* se vyskytly pouze ve vegetačních datech. Taxon *Aesculus* naopak pouze v pylových datech. Zbýlé taxony *Salix*, *Sambucus* a *Sorbus-group* se vyskytovaly v obou typech dat na nízkém počtu lokalit.

Salix je některými studiemi považována za spíše vyššího pylového producenta mezi dřevinami (Abraham & Kozáková 2012, Poska et al. 2011), podle jiných za průměrného nebo dokonce podprůměrného (Sugita 1999, Bunting et al. 2005). Data získaná na Křivoklátsku by ukazovala spíše na druhou možnost. Překvapivé však je, že přes nízkou spadovou rychlost pylových zrn tohoto taxonu, a tedy vyšší schopnost šíření na větší vzdálenosti, byla pylová zrna nalezena pouze v pylových spektrech 4 lokalit (zatímco ve vegetaci na 8 lokalitách), a to ještě v poměrně malém počtu.

O výši PPE taxonu *Taxus* zatím není nic známo. Znalost PPE tohoto taxonu by byla užitečná z toho důvodu, že by jeho zastoupení ve vegetaci teoreticky mohlo přiblížit míru lidského vlivu v krajině, protože podle různých pramenů se *Taxus* na našem území vyskytoval ve vyšším množství než dnes a jeho dřevo bylo hojně využíváno např. k výrobě luků. Odhad PPE na Křivoklátsku nebylo možné uskutečnit kvůli slabému zastoupení ve vegetačních datech a nulovému zastoupení v pylových datech. K jeho získání by bylo potřeba cílit výběr lokalit na tento taxon, což není v souladu doporučení náhodného výběru lokalit (Broström et al. 2005, Broström et al. 2008). Získání PPE těchto dřevin znesnadňuje také horší zachování pylových zrn a často špatně dostupná poloha na strmých svazích.

Druhé kolo výběru bylo provedeno po předběžné ERV analýze. Některé taxony po vizuální analýze nevykazovaly v datech žádný trend (*Abies*), popř. tento trend byl narušen jedním nebo více outliery (*Corylus*, *Picea*, *Acer*). Protože by tyto body mohly falešně ovlivnit sklon osy, a tak i hodnoty PPE, byly z dalších analýz vyloučeny.

7.4. Srovnání s PPE s ostatními regiony

Při srovnání s PPE získanými z jiných regionů je ve většině případů nutné hodnoty přepočítat z důvodu jiného referenčního taxonu. Ve většině studií byl jako referenční taxon zvolen pylový taxon *Poaceae*. Hodnoty lze srovnávat jen s takovými studiemi, které obsahují PPE hodnotu pro *Quercus*. Přepočtem je stanoven předpoklad, že PPE pro *Quercus* je ve všech regionech stejné (jeho PPE=1). Tento požadavek splňuje 7 evropských studií (Obrázek 22, Tabulka 11) Následující srovnání mezi hodnotami PPE je tedy omezeno z 15 publikovaných výsledků z různých regionů na méně než polovinu, z nichž 3 studie byly zaměřeny na odhad pouze bylinných PPE. Studie v USA nejsou uvažovány kvůli rozdílné skladbě druhů v rámci rodů dřevin.

Nejširší rozsah hodnot má *Alnus*, jejíž PPE se pohybuje od 0,56 v J. Švédsku do 7,21 v Německu. Až na dvě hodnoty (J. Švédsko a Polsko) patří k nadprůměrným pylovým producentům. Ostatní hodnoty spadají do rozmezí 1 a 2. Křivoklátská hodnota (4,28) patří k těm vyšším. PPE tohoto taxonu je v rámci srovnání této práce spolu s taxony *Pinus* a *Betula* odhadováno nejčastěji. *Pinus* je všeobecně považována za jednoho z největších pylových producentů. Ze srovnání však takto jasně nevychází. Hodnotu 1 překračuje jen u obou českých studií (1,83 na Křivoklátsku a 3,51 v Polabí) a v Polsku (1,26) a Německu (2,63), tedy dá se říci ve střední Evropě. Podobně i *Betula*, u které se předpokládají vysoké hodnoty, ve 3 studiích (Estonsko, Švýcarská plošina a Polsko) nepřekročí 1. Křivoklátská hodnota je podobná hodnotě *Alnus* (4,71) a představuje spolu s německou hodnotou (4,47) nejvyšší získaná PPE pro tento taxon. *Fraxinus* je taxonem, který má nejvyrovnanější hodnoty – minimální 0,09 pochází z J. Švédska a maximální 0,63 z Polabí. Hodnota 0,21 z Křivoklátska je hodnotou prostřední. Pro *Carpinus* a *Fagus* jsou k dispozici 4 PPE hodnoty. U obou německé hodnoty výrazně převyšují ostatní. Křivoklátská hodnota pro *Carpinus* (0,40) má nejbliže k polské (0,24), zatímco pro *Fagus* (0,32) se téměř shoduje s PPE ze Švýcarské plošiny (0,30). *Tilia* se se svými PPE hodnotami

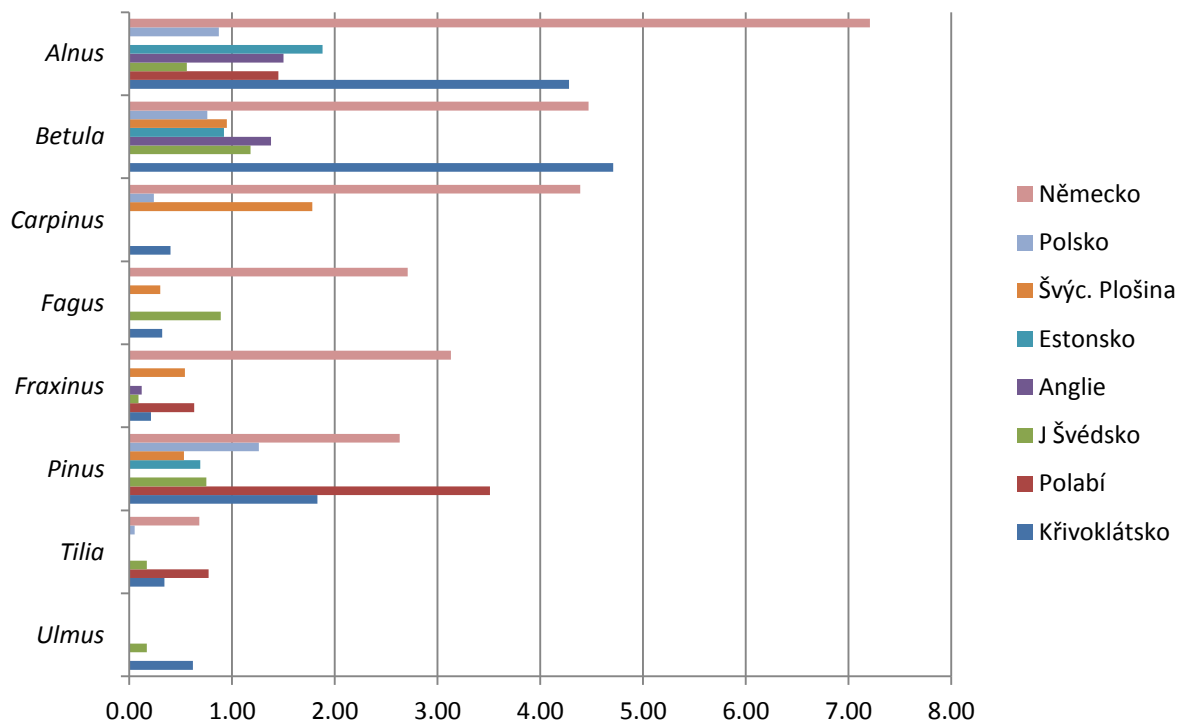
pohybuje pod hodnotou 1 v rozmezí 0,05 (Polsko) – 0,77 (Polabí). Hodnota z Křivoklátska patří k průměru. U tohoto taxonu by se kvůli opylování hmyzem daly očekávat celkově nižší hodnoty. Pro *Ulmus* jsou v současnosti k dispozici hodnoty z Křivoklátska (0,62) a J. Švédska (0,17).

Při srovnávání PPE hodnot lze vysledovat následující trendy. Německé hodnoty jsou téměř u všech taxonů (kromě *Pinus*, *Betula* a *Tilia*) až několikanásobně vyšší. Naopak PPE odhadnuté v Bělověžském pralese v Polsku jsou až na dvě hodnoty z vybraných taxonů nejnižší (*Alnus* je 2. nejnižší a *Pinus* 3. nejnižší). Hodnoty z J. Švédska jsou s výjimkou taxonu *Fagus* 2-8 x nižší než na Křivoklátsku.

Výzkum v Braniborsku (Německo) zjišťoval, jaký vliv má nezahrnutí nižších stromových pater a nedospělých jedinců na výsledná PPE. Pro srovnání PPE s křivoklátskými hodnotami byly vybrány výsledky z kategorie, která obsahovala nižší stromová patra a neobsahovala dřeviny, které nedosáhly dospělého věku, protože moje metodika byla postavena podobně, i když podmínky nebyly takto explicitně stanoveny. Protože německá studie poskytuje PPE hodnoty všech 3 ERV submodelů, byl pro srovnání vybrán stejný submodel, jaký byl použit pro odhad PPE na Křivoklátsku – submodel 3. Jako referenční taxon zvolili autoři *Pinus*. Významně vyšší hodnoty PPE všech taxonů jsou zde způsobeny podprůměrnou pylovou produktivitou taxonu *Quercus*, který se po přepočtu stává referenčním taxonem. Nízkou hodnota PPE pro *Quercus* je podle autorů způsobena napadením parazitů, které vyústilo ve ztrátu listů a omezení kvetení a tamější věkovou strukturou posunutou směrem k nedospělým stromům.

Celkově nižšími hodnotami PPE se vyznačuje studie z Polska. U této studie jsem jako u jediné hodnoty nepřepočítávala a použila jsem PPE s originálním referenčním taxonem. Ale pouze při zvolení taxonu *Quercus* jako referenčního taxonu byly hodnoty nižší. Použití standardního referenčního taxonu *Poaceae* vedlo naopak k abnormálně vysokým hodnotám. Autoři porovnávali hodnoty PPE při stanovení 3 různých referenčních taxonů *Poaceae*, *Pinus* a *Quercus*. Výsledky byly překvapivě velmi rozdílné a ukázaly, jak výběr referenčního taxonu může ovlivnit výsledné PPE a jejich interpretaci. Podle autorů jsou taxony *Pinus* a *Poaceae* v Bělověžském pralese pravděpodobně dvěma opačnými extrémy v absolutní pylové produkci. V relativním měřítku není možné určit, zda jsou v absolutních pylových počtech *Poaceae* podhodnoceny či *Pinus* nadhodnocena vůči ostatním regionům. Řešením by byla instalace pylových pastí, pomocí kterých je možné určit absolutní pylový spad. Na spolehlivé výsledky z takového výzkumu je nutné čekat několik let.

Z těchto případů je zřejmý značný vliv výběru referenčního taxonu pro interpretaci PPE. Selektivní ovlivnění pylové produkce referenčního taxonu různými faktory může vést k nereálným hodnotám všech taxonů zahrnutých do analýzy. Je tedy zřejmé, s jak velkou opatrností je třeba referenční taxon vybírat a provádět přepočítávání vzhledem k jinému referenčnímu taxonu.



Obrázek 22 Srovnání PPE z různých regionů. PPE jsou přepočítány podle referenčního taxonu, který zde představuje *Quercus*.

Tabulka 11 Srovnání hodnot PPE mezi jednotlivými studiemi. Hodnoty v závorkách představují směrodatné odchylky z PPE. Autoři jednotlivých studií viz jiných studií jsou přepočítány relativně k taxonu *Quercus*. Pro vynechané taxony nebyly PPE hodnoty v daných regionech odhadovány.

Region	Křivoklátsko	Polabí	J Švédsko	Anglie	Estonsko	Švýc. Plošina	Polsko	Německo
<i>Quercus</i>	1 (0)	1 (0)	1 (0)	1 (0)	1 (0)	1 (0)	1 (0)	1 (0)
<i>Alnus</i>	4.28 (0.189)	1.45 (0.182)	0.56 (0.019)	1.50 (0.060)	1.88 (0.020)	-	0.87 (0.040)	7.21 (0.579)
<i>Betula</i>	4.71 (0.301)	-	1.18 (0.017)	1.38 (0.060)	0.92 (0.003)	0.95 (0.152)	0.76 (0.020)	4.47 (0.895)
<i>Carpinus</i>	0.40 (0.018)	-	-	-	-	1.78 (0.332)	0.24 (0.007)	4.39 (0.237)
<i>Fagus</i>	0.32 (0.018)	-	0.89 (0.023)	-	-	0.30 (0.066)	-	2.71 (0.211)
<i>Fraxinus</i>	0.21 (0.030)	0.63 (0.051)	0.09 (0.004)	0.12 (0.010)	-	0.54 (0.082)	-	-
<i>Pinus</i>	1.83 (0.366)	3.51 (0.233)	0.75 (-)	-	0.69 (0.008)	0.53 (0.176)	1.26 (0.032)	2.63 (-)
<i>Tilia</i>	0.34 (0.027)	0.77 (0.148)	0.17 (0.004)	-	-	-	0.05 (0.002)	0.68 (0.105)
<i>Ulmus</i>	0.62 (0.031)	-	0.17 (0.007)	-	-	-	-	3.13 (0.316)

7.5. Možné příčiny rozdílů PPE hodnot mezi regiony

Ačkoli byla pylová produktivita původně předpokládána jako stálá v čase a prostoru, srovnání PPE ukázalo, že mezi PPE odhadnutá v různých regionech Evropy a prováděná různými výzkumníky se liší (Broström et al. 2008). Hlavní příčiny těchto rozdílů zatím nejsou zcela zřejmé. Jako jedny z možných faktorů jsou uváděny klimatické podmínky, edafické podmínky, rozdílné metodiky sběru vegetačních dat nebo typ pylového vzorku. Faktory považované za nejdůležitější jsou diskutovány níže.

7.5.1. Typ pylového vzorku

PPE získané z jezerních sedimentů a mechových polštářů by se za předpokladu, že jsou vegetační data vzdálenostně zvážena, neměla lišit, protože Prentice model (Prentice 1985) určený pro depozici v rašeliništích i Sugita-model (Sugita 1994) určený pro jezera, jsou založeny na stejných předpokladech. Obě metody však mají svá rizika, která mohou ovlivnit PPE některých taxonů. O sedimentaci pylu do mechových polštářů se soudí, že je analogická k sedimentaci do rašelinišť. Délka doby, po kterou je mechový polštář schopen pyl uchovat, je však předmětem sporů. Podle některých starších studií poskytuje mechový polštář pylový záznam za minimálně 10 let (Mulder & Janssen 1998) nebo za cca 5 let (Bradshaw 1981). Novější studie se ale shodují, že tato doba je pravděpodobně kratší, nejspíše kolem 2 let (Räsänen et al. 2004, Pardoe et al. 2010, Lisitsyna 2012). To by nemuselo zachytit některé pylové roky dřevin jako je např. *Abies* (7 let; Svobodová-Svitavská, ústní sdělení) nebo *Fagus* (1-5 let; Pidek et al. 2010) nebo naopak zachytí dva za sebou jdoucí pylové roky (*Fagus*; Pidek et al. 2010). V těchto případech mechový polštář neposkytne průměrný pylový spad a PPE může vyjít nereálně vysoké či nízké.

Odebrání celého mechového polštáře včetně humusu může zajistit pylový záznam z více let (Cundill 1991), nicméně podle mé zkušenosti také znesnadňuje chemický proces přípravy pylového vzorku. Anorganický materiál, který byl obsažen v zemině mezi rhizoidy, nebyl chemicky odstraněn a pylové vzorky, obsahující větší množství drobných zrněk písku nebylo možné vyhodnotit. Mechové polštáře z těchto lokalit byly proto sebrány znovu, tentokrát bez báze, protože jsem nechtěla podstupovat riziko, že se po opětovném absolvování chemického procesu s HF (kyselina fluorovodíková) některá pylová zrna nerozloží, popř. že zrnka písku ve vzorku zůstanou. Vzorky z 10 lokalit použitých v ERV analýze mohou tedy obsahovat pyl z nižšího počtu let než zbytek vzorků. Některé taxony tak mohou být oproti ostatním na těchto lokalitách podhodnoceny nebo naopak nadhodnoceny, což může ovlivnit sklon osy a tedy i výsledné PPE hodnoty.

Hypotéza navrhuující, že různé druhy mechů mohou uchovávat pyl různě dlouhou dobu, nebyla potvrzena (Bradshaw 1981, Hicks & Birks 1996). I tak je v některých studiích (Broström et al. 2004, Mazier et al. 2008) pro jistotu použito pro pylový vzorek více druhů mechů, které jsou smíchány dohromady. Je však doporučováno použít hustého mechového polštáře typu *Leucobryum* nebo *Dicranum*, je-li k dispozici (Räsänen et al. 2004).

Svrchní vrstvy jezerních sedimentů pravděpodobně obsahují pyl z více let než je tomu u mechových polštářů (Broström et al. 2008). U některých výzkumů (Poska et al. 2011, Bunting et al. 2005) však pro některé mokřadní druhy rostoucí na březích jezera vycházely extrémně vysoké hodnoty PPE kvůli tomu, že zde neprobíhalo vegetační mapování.

Pylová spektra ze svrchních jezerních sedimentů tak vyplývají jako vhodnější pro odhad PPE kvůli menšímu množství faktorů, kterými je usazování a zachování pylu ovlivněno. Nicméně ne v každé krajině se vhodná jezera vyskytují v dostatečném množství.

7.5.2. Struktura vegetace

Soliterní stromy produkují z důvodu vysokého oslunění větší množství pylu než stromy rostoucí v zápoji (Aaby 1994). Dřeviny v polootevřené krajině s fragmenty lesíků a remízků by tedy měly logicky produkovat více pylu než dřeviny v zapojeném. Některé dřeviny, jako *Corylus* naopak v zapojeném lese kvetou velmi málo nebo nekvetou vůbec (Sanderson 1958 in Vera 2000). Jestli jsou však stromy rostoucí na kraji světlin, kde dochází k odběru pylových vzorků, větší dostupností světla výrazně ovlivněny, zatím není známo (Matthias et al. 2012).

7.5.3. Klimatické faktory

Klimatické faktory se zdají být jednou z příčin rozdílů PPE, jak bylo ukázáno na pozitivním vztahu mezi pylovou produkcí některých taxonů a letními teplotami v roce předcházejícím kvetení (Autio a Hicks 2004). Tento fakt byl ale dokázán na datech ze severního Finska, kde jsou extrémní podmínky a stromy možná reagují přehnaně. Pokud jsou pylové produktivity řízeny zejména teplotami, dalo by se očekávat, že z geografického i klimatického hlediska nejbližší oblast Polabí (Tabulka 12) bude mít nejpodobnější hodnoty PPE. Ty se nicméně poměrně výrazně liší. U některých taxonů jsou dvakrát vyšší (*Pinus*, *Tilia*) než na Křivoklátsku, u některých i třikrát (*Fraxinus*). Tento fakt by se dal vysvětlit celkově úživnějším a na dusík bohatějším prostředím (Callahan et al. 2007). Toto však nemůže být vysvětlením pro *Alnus*, jejíž PPE bylo v Polabí naopak odhadnuto jako téměř třikrát nižší. I ostatní regiony jsou na tom, co se týče teplot, podobně, přesto se jejich PPE liší. Německé nejvyšší hodnoty PPE však s nejvyššími průměrnými červencovými teplotami korelují dobře.

Tabulka 12 Klimatické a geografické charakteristiky regionů. Indexy značí zdroje: A (Tolasz et al. 2007), B (Abraham & Kozáková 2012), C (Broström et al. 2008), D (Baker et al. 2016), E (Temperatur 2016)

Region	Autoři	Zem. Šířka	Zem. Délka	Nadm. v. (m n. m.)	Prům. roč. T (°C)	Prům. červencové teploty (°C)	Prům. roč. srážky (mm)
ČR, Křivoklátsko	tento výzkum	50°00'	13°83'	200-600	7.5	17.5 ^A	525
ČR, Polabí	Abraham & Kozáková 2012	50°18'	14°39'	180-280	7.9	18.5 ^B	533
J. Švédsko	Sugita 1999	55-59°	12-17°	0-300	7.3	15 ^C	494
V. Anglie	Bunting et al. 2005	52°32'	1°14'	0-100	10.3	16 ^C	618
Estonsko	Poska et al. 2011	57°20'	27°	0-300	5.5	17 ^C	680
Švýc. Plošina	Soepboer et al. 2007	47°05'	8°04'	400-700	8.7	17 ^C	1103
Polsko	Baker et al. 2016	52°45'	23°75'	150-170	7	17.7 ^D	579
Německo	Matthias et al. 2012	52°30'	13°	cca 0-150	9	19.8 ^E	567

7.5.4. Metodika sběru vegetačních dat

Někteří autoři označují metodiku sběru vegetačních dat za jeden z nejdůležitějších faktorů ovlivňující výsledné rozdíly mezi PPE různých regionů (Broström et al. 2008, Bunting et al. 2013, Theuerkauf et al. 2012, Bunting & Hjelle 2010).

Sběr vegetačních dat byl prováděn různými způsoby: např. snímky o velikosti 1m² náhodně rozmístěné na ploše 10 x 10 m (Hjelle 1998), snímky o poloměru 2 m (Bunting et al. 2005) nebo procentuální zastoupení v koncentrických prstencích (Räsänen et al. 2007, Mazier et al. 2008) (Tabulka 13).

Bunting & Hjelle (2010) potvrdily srovnáním tří různých mapovacích strategií bylinné vegetace velký vliv na výsledná PPE, nikoli však na RSAP.

Identifikace rozdílných metod jako zdroje variability PPE dala popud k sestavení „standardní“ metodiky založené na současných poznatcích a předpokladech modelů disperze a depozice pylu (Bunting et al. 2013). Od této metody si autoři slibují použitelnost v různých typech prostředí, které umožní její široké využívání a možnost porovnávání PPE jejichž variabilitu bude ovlivňovat o faktor méně.

Zde uvedená metodika není v souladu s trendem standardizace metod, nicméně základní úroveň mapování do 10 m je shodná se standardní. Navíc je podrobná, reflektuje budoucí vzdálenostní vážení a umožňuje sbírat data na všech lokalitách stejným postupem bez ohledu na strukturu lesní vegetace. Právě záznamem pokrývajícím ve vzdálenosti od 10 do 50 m 100 % plochy přítomné vegetace se od ostatních uvedených metodik dost liší. Je tedy možné, že rozdíl v PPE hodnotách při srovnání s ostatními regiony způsobuje kromě jiného i odlišnost v metodice sběru vegetačních dat.

Tabulka 13 Metodické charakteristiky studií odhadu PPE.

Region	Autoři	Typ lokality	ERV submodel	Počet lokalit	Počet taxonů	Vegetač. mapování ve vzdálenosti (m)		
ČR - Křivoklátsko	tento výzkum	mech	ERV3	23	9	10	50	200
ČR - Polabí	Abraham & Kozáková 2012	mech	ERV1	54	13	20	100	2000
J Švédsko	Sugita 1999	mech	ERV3	114	17	10	100	1500
V Anglie	Bunting et al. 2005	mech	ERV1	34	5	5	130	
Estonsko	Poska et al. 2011	jezero	ERV3	26	10			2500
Švýc. Plošina	Soepboer et al. 2007	jezero	ERV1	20	13			1190
Polsko	Baker et al. 2016	mech	ERV3	18	8	10	100	1000
Německo	Matthias et al. 2012	jezero	ERV3	49	11		1000	15000

7.6. Relevant Source Area of Pollen (RSAP)

Křivky všech submodelů se s rostoucí vzdáleností od nejnižšího bodu opět mírně zvedají a k úplnému vyrovnání křivky dochází kolem 140 m. Takový průběh není zcela standardní, nárůst křivek však není velký ani prudký, takže by odhad PPE neměl komplikovat. Broström et al. 2005 zaznamenali podobný trend při simulaci polootevřené krajiny J. Švédska a interpretovali ho jako důsledek systematického výběru lokalit. Tento mírný vzestup křivky by také mohl být důsledkem změny šířky prstence při sběru vegetačních dat při přechodu mezi úrovněmi B a C. V zóně C se ve vzdálenosti 60 m mění šířka prstence z 10 m na 40m a následně 60 m. Změna by byla patrná až v 60 m, protože se první úsek mapování v transektu zóny C prováděl v prstenci o stejné šířce jako v zóně B (10 m).

Teoretické a empirické studie ukázaly, že jedním ze zásadních faktorů ovlivňujících RSAP je velikost sedimentační pánve. Vzdálenost RSAP pro tzv. forest hollows (vlhké světliny o průměru cca 5 m v jinak zapojeném lese) byla na základě modelu odhadnuta na 50-100 m (Sugita 1994). Calcote (1995)

tento odhad na datech ze Severní Ameriky experimentálně potvrdil. Velikost forest hollows je srovnatelná s korunovými okénky na Křivoklátsku (o poloměru cca 3-8 m). Při použití pylového záznamu z forest hollow, se vzdálenost RSAP pohybuje mezi 50 a 400 m (Sugita 1994, Calcote 1995, Bunting et al. 2005, Broström et al. 2005). Vzdálenost RSAP odhadnutá v této práci je tedy s těmito studiemi srovnatelná.

Dalším faktorem majícím vliv na RSAP je prostorové rozložení a velikosti plošek vegetace v krajině (Sugita 1994, Calcote 1995, Bunting et al. 2004, Broström et al. 2005, Nielsen & Sugita 2005). Simulace ukázaly, že čím větší jsou plošky v krajině, tím větší je i vzdálenost RSAP (Sugita 1999). Jiné simulace (Bunting et al. 2004) zaměřené na určení hlavních faktorů ovlivňujících RSAP potvrdily vliv struktury krajiny, a to konkrétně velikost zrna a plošek krajinné mozaiky. Lesní celky na Křivoklátsku se často skládají z porostů o malé rozloze a zrna mozaiky, což může být jedním z důvodů spíše nižších hodnot v rámci srovnání (viz Tabulka 14). Medián plochy všech porostních skupin ve všech LHC, které jsem měla k dispozici, je 0,97 ha, a jejich průměrná plocha je 1,81 ha. Kvůli výhradně lesnímu umístění lokalit nejsou brány v úvahu plochy polí a luk, jejichž velikost bude pravděpodobně řádově vyšší.

Při srovnávání velikosti RSAP mezi regiony je potřeba brát v úvahu také otevřenost krajiny. Studie prováděná v lesích Anglie zjistila RSAP v rozmezí 50 – 140 m, v závislosti na oblasti. RSAP v pastevním lese ve Švýcarsku spadá hodnotou (300 m) mezi RSAP odhadované v lesích a otevřené krajině. Výzkum prováděný v Bělověžském pralese v Polsku však zaznamenal poměrně vysoké RSAP (400 m). Autoři porovnávají výslednou hodnotu s hodnotami ze studií z J. Švédska (Broström et al. 2004) a Skandinávských hor (von Stedingk 2008). Tyto regiony se však na rozdíl od Bělověžského pralesa vyznačují polootevřeným charakterem krajiny.

Tabulka 14 Srovnání vzdálenosti RSAP mezi jednotlivými regiony.

Region	Autoři	Charakter vegetace	ERV submodel	Typ vzorku	RSAP (m)
ČR, Křivoklátsko	Tato studie	Kulturní smíšené lesy, lesnatost > 60%	ERV 3	mech	60 – 140
Polsko, Bělověžský prales	Baker et al. 2016	Prales, lesnatost > 97 %	ERV 1	mech	400
Švýcarský Jura	Mazier et al. 2008	Pastevní les, lesnatost > 60%	ERV 1	mech	300
Anglie, Norfolk	Bunting et al. 2005	Kulturní lesy, olšina	ERV 1	mech	50 - 140
USA, Michigan a Wisconsin	Calcote 1995	Les, prales a okolí	ERV 3	sediment z for. hollow	50 – 80
J. Švédsko	Sugita et al. 1999	Zemědělská krajina s fragmenty lesa	ERV 3	mech	800 - 1000
ČR, Polabí	Abraham & Kozáková 2012	Zemědělská krajina s fragmenty lesa	ERV1	mech	1150 – 1300

7.7. Výběr modelového území, lokalit a taxonů

Křivoklátsko bylo jako modelové území vybráno z důvodu vysoké diverzity dřevin. Tento fakt byl získanými daty potvrzen. Průměrný počet dřevin v okruhu 10 m od středu lokality čítal 5,2 druhu a medián počtu druhů na lokalitu 15,5 druhu. Celková diverzita dřevin představovala 24 druhů ve vegetaci a 16 pylových taxonů v pylových datech. Zdejší vysoká druhová diverzita je důsledkem zejména diverzity stanovišť, která pramení z výrazné geomorfologické členitosti území spolu s dlouhodobým extenzivním způsobem hospodaření.

Výběr lokalit nebyl náhodný, jak je doporučováno (Broström 2008). Stratifikovaně náhodný výběr však umožnil získat lokality s vysokou druhovou diverzitou a poměrně dobré pokrytí gradientu hodnot zastoupení některých taxonů. Zcela náhodný výběr by pravděpodobně takto druhově bohaté lokality nezajistil. Z výše uvedených počtu druhů na lokalitu se dá usuzovat, že podmínky výběru lokalit se v programu ArcGis podařilo poměrně optimálně nastavit. Užší výběr taxonů prováděný před vstupem do ERV modelu na základě reálné prezence na stanoveném počtu lokalit vyseletoval všechny dřeviny, jejichž přítomnost byla původně podmínkou výběru lokalit (tzn. všech 12 původně vybraných taxonů (viz Tabulka 1)) a dva taxony navíc (*Corylus* a *Larix*). Pro některé taxony však pokrytí gradientu nebylo dostatečné a bylo žádoucí je z ERV analýzy vyloučit, aby nereálnými hodnotami neovlivňovaly PPE ostatních taxonů. Zde se ukázala jistá omezení ze strany metodiky výběru lokalit a podrobnosti lesnických map, protože chybějící informace na úrovni etáže by výběr teoreticky mohla ještě upřesnit. Současné mapy obsahovaly i některé nepřesnosti (např. absence *Abies* na 2 vybraných lokalitách, kde mapy zobrazovaly jedlinu). Výběr zvláště zajímavých taxonů (důvody viz kapitola 3.4 Výběr modelového území a taxonů pro odhad PPE) *Abies*, *Ulmus* a *Alnus* také výrazně ovlivnil určení lokalit, protože výběr více než poloviny lokalit byl založen na zvýšeném zastoupení těchto taxonů rostoucích jak samostatně, tak v různých kombinacích pospolu. Takto stanovené podmínky omezily počet možných lokalit, protože každý z taxonů má trochu jinou autekologii.

Ideálním způsobem by byl výběr nastavený tak, aby byl každý druh obsažen v nízkém, středním a vysokém zastoupení na různých lokalitách v různých kombinacích mezi sebou a zároveň byla zachována podmínka vysokého počtu druhů na všech lokalitách. Současné by ale parametry výběru měly být nastavené tak, aby bylo možné vyfiltrovat dostatečný počet možných lokalit, ze kterých by byl učiněn náhodný výběr. Je důležité, aby tyto nebyly nahloucheny u sebe, protože výběr lokalit v přílišné blízkosti představuje riziko autokorelace dat. Dalším užitečným krokem by byla korekce na lokality s přítomností velkého převýšení, které komplikuje terénní práce a narušuje předpoklady Prentice-Sugita modelu.

7.8. Použitá metodika sběru vegetačních dat

Jako základ byla pro sběr vegetačních dat použita metodika vyvinutá na Universitě v Hullu (dále označována jako „standardní“), která vychází z předpokladů současných modelů disperze a depozice pylu (Bunting et al. 2013). Metodika použitá v této práci byla upravena s ohledem na odhad PPE pouze dřevinných taxonů a prostředí lesa, zatímco standardní je určená pro byliny i dřeviny v různých typech prostředí. Obě metodiky se shodují v počtu úrovní (A, B, C), ve kterých je prováděno mapování vegetace a v klesající podrobnosti záznamu směrem od středu lokality.

V zóně A bylo vynecháno snímkování ve čtvercích o velikosti 1x1 m a ponecháno bylo jen zakreslování korun do záznamového archu (viz Příloha 1 a 2). Mapování v zóně B představuje podle standardní metody provedení 4 náhodně vybraných kruhových snímků o poloměru 6 m v každém přítomném společenstvu. V těchto snímcích se v určitých vzdálenostech a 8 světových stranách zaznamenává prezence dřevin a bylin. Sběr dat na této úrovni mi pro Křivoklátské lesy nepřipadal vhodný a dostačující, protože jednotlivá společenstva od sebe ani s mapou často nešla rozeznat. Záznam dle standardní metody by také znamenal komplikaci pro vzdálenostní vážení vegetace, protože u náhodně vybíraných snímků by bylo potřeba zpětně zjišťovat vzdálenost od středu lokality. V těchto snímcích se používá transektů vycházejících ze středu kruhu do 8 světových stran. V určitých

vzdálenostech na transektu se zaznamenává přítomnost bylin a korun stromů. V tomto způsobu postrádám možnost zaznamenání pokryvnosti jednotlivých taxonů, což je nutné, pokud má být v ERV analýze použit i submodel 3. Tento způsob mapování vegetace je prováděn ve vzdálenosti 10 – 100 m od středu lokality a zvláště při nižších vzdálenostech nepřipadal dostatečně podrobný.

Vzdálenost jsem tedy raději zkrátila ze 100 m na 50 m a zaznamenávala všechny druhy i jejich procentuální pokryvnost v celém okruhu rozděleném na výseče. Protože předpokládané RSAP by v lesních ekosystémech mělo být maximálně 100 m, zóna C byla zkrácena z 1000 m na 200 m.

Tímto jsem se vyhnula opatřování dalších dat o jiném stupni rozlišení, které jiní autoři získali z leteckých snímků (např. Soepboer et al. 2007, Poska et al. 2011) či lesnických map (Twiddle et al. 2012). I když mám lesnické mapy také k dispozici, jejich přesnost se nemůže srovnávat s vlastním mapováním v terénu. Protože změny mapovací strategie na přechodech mezi jednotlivými zónami mohou ovlivňovat průběh křivky funkce maximální věrohodnosti (Abraham, ústní sdělení), komplikuje se tak určení RSAP, a tedy i odhad PPE.

Metoda mapování vegetace použitá v této práci je dle výsledků dostačující, ale kvůli detailnosti je příliš náročná na čas. Bylo by vhodné zjistit, zda by menší přesnost mapování také stačila nebo jak moc by ovlivnila PPE a snížila jejich spolehlivost. Nevýhodou takto koncipované metodiky je její komplikované využití pro získání PPE bylin v jiných biotopech než je les.

7.9. Předpoklady Prentice-Sugita modelu

Prentice-Sugita model použitý ke vzdálenostnímu vážení vegetace stojí na několika předpokladech, které je třeba při interpretaci výsledků brát v úvahu.

Prentice-Sugita model je koncipován pro ploché území, kde vítr fouká všemi směry stejně. Tento předpoklad je však narušen faktem, že na našem území převládají západní větry. Krajina Křivoklátska je navíc poměrně výrazně geomorfologicky členěna, což může mít vliv na směr a intenzitu proudění na mikrostaništích a tak i na disperzi a depozici pylu. Lokality byly umístěny v různých prostředích na dnech údolí (např. lok. 17, 5), na mírných (např. 1, 20, 21) a strmějších suťových svazích (např. 11, 12, 23), na vrcholu hřbetu (15) i v rovinatém terénu (např. 2, 10, 26). Nicméně jak bylo uvedeno v kapitole 4 Charakteristika území, je v hlubokých údolích vyvinuta výrazná teplotní inverze se slabou výměnou vzduchu v horizontálním i vertikálním směru (CHKO Křivoklátsko 2015), což by mohlo podporovat zejména příspěvek lokálního pylu. Bunting et al. 2008 vyvinuli metodu, která přibližuje model reálné kopcovité krajiny inkorporováním možnosti převažujících větrů. Tato metoda navázaná na MSA (Multiple Scenario Approach), která podobně jako LRA používaná pro rekonstrukce minulé vegetace, však zatím nedosáhla širšího využití.

Model bere v úvahu jedinou složku transportu pylu - vítr proudící nad korunami stromů o rychlosti stanovené na 2-6 m/s. Prentice (1985) zde vycházel z pozorování uvolňování pylu z vrcholových partií korun. Působení gravitační síly je podle modelu v porovnání s rychlostí větru zanedbatelné a pyl je unášen nad porostem o stejné výšce. Zatím však není zcela jasné, jakým množstvím pylu přispívají další složky transportu pylu. Existují práce, které se zabývají příspěvkem mezikmenové složky (Tauber 1967, Currier a Kapp 1974 in Prentice 1985), ale ve významu této složky se neshodují. Novější výzkum (Matthias & Giesecke 2014) však naznačuje, že mezikmenový transport by mohl vysvětlovat nízké RSAP v zalesněných územích a důležitost lokální vegetace. Význam této složky se pravděpodobně liší

v závislosti na hustotě porostu. Na většině lokalit na Křivoklátsku, kde je les poměrně řídký by se mohl významně uplatňovat. V suťových lesích by se dalo uvažovat také o transportu pylu při silnějších či dlouhotrvajících deštích vodou stékající ze svahu.

Výška vegetace je v modelu předpokládána jako nulová a depozice pylu je modelována podle Suttonovy rovnice pro přízemní bodový zdroj. Podle této rovnice se pyl začíná usazovat v bezprostřední blízkosti od zdroje. Podle empirické studie (citace) se největší množství uvolněného pylu opravdu nachází v nejbližší vzdálenosti od mateřských rostlin (Janssen 1966). Někteří autoři (Jackson & Lyford 1999, Sjögren et al. 2007) považují za realističtější použít alespoň malou výšku zdroje, která způsobí tzv. skokovou vzdálenost (skip distance) a omezí nereálně vysoké hodnoty absolutního pylového spadu zvláště těžkých pylových zrn na prvních metrech od rostliny.

Protože je vegetace v modelu brána jako plocha, je v lese zanedbána přítomnost více stromových pater, nemluvě o bylinách v podrostu. Dřeviny v podrostu teoreticky produkují méně pylu nebo neprodukují pyl žádný z důvodu nedostatečného věku či zastínění. Tato skutečnost byla však prokázána jen u některých druhů dřevin jako např. *Corylus* (Sanderson 1958 in Vera 2000). Protože bylo mapování vegetace prováděno v letních měsících, nebylo možné ověřit, zda stromy v podrostu kvetou či nikoli. Pokud se na lokalitách na Křivoklátsku vyskytovaly vícepatrové lesní porosty, opomíjela jsem ty dřeviny, u kterých bylo zřejmé, že ještě nedosáhly dospělosti. V mnoha případech však nebylo jasné, zda dané stromy produkují pyl nebo ne. Tento fakt by ale pravděpodobně mohl zkreslit výsledná PPE jen málo.

8. Závěr

Hodnoty relativních pylových produktivit (PPE) byly odhadnuty na základě moderních pylových dat a abundance současné vegetace pro 9 taxonů běžných střeoevropských dřevin (*Alnus*, *Betula*, *Carpinus*, *Fagus*, *Fraxinus*, *Pinus*, *Quercus*, *Ulmus* a *Tilia*). Jako modelové území, které je svou druhovou bohatostí a rozsahem lesů blízké původním lesům, bylo vybráno Křivoklátsko. Oproti původnímu plánu se nepodařilo získat PPE hodnotu pro *Abies* z důvodu nedostatečného pokrytí gradientu hodnot. PPE hodnoty pro taxony *Alnus*, *Betula* a *Pinus* vyšly vyšší než hodnota referenčního taxonu *Quercus*. Zbylé taxony mají hodnoty nižší. PPE hodnoty se díky nízkým hodnotám pylového pozadí dají považovat za poměrně spolehlivé. Zvláště spolehlivé jsou kvůli dostatečnému pokrytí gradientu hodnot PPE pro *Alnus* a *Fagus*. Méně spolehlivá je naopak PPE hodnota pro *Ulmus*.

Lesnické mapy se ukázaly jako nedostatečně podrobné, proto byla navržena metodika terénního sběru vegetačních dat určená speciálně pro dřeviny a lesní biotopy. Pomocí této metodiky bylo dosaženo uspokojivého průběhu křivky funkce maximální věrohodnosti, která ukazuje míru shody dat s modelem. Vzdálenost RSAP, odhadnutá podle této křivky byla stanovena na 60-140 m, což je v souladu s předchozími pracemi v prostředí zapojeného lesa.

Porovnání PPE s ostatními regiony ukázalo poměrně velké rozdílnosti hodnot, a to i se studií prováděnou v Polabí. Protože je Polabí geograficky i klimaticky velmi podobné, není výrazný vliv klimatických podmínek na PPE příliš pravděpodobný. Pravděpodobnější příčiny rozdílnosti PPE by mohly být spíše nejasně variabilní doba depozice pylu v mechových polštářích, rozdíly v použité metodice sběru vegetačních dat a výběr referenčního taxonu.

Dalším krokem, který by mohl ověřit spolehlivost výsledných PPE, by bylo jejich otestování pomocí simulace v programu PolFlow, který je součástí platformy HUMPOL (Bunting & Middleton 2005) nebo programu POLLSCAPE pomocí nezávislých pylových vzorků z mechových polštářů. Opakování tohoto výzkumu v jiné zalesněné oblasti (např. Brd) za použití podobné metodiky sběru vegetačních dat a stejného referenčního taxonu a následné srovnání PPE by mohlo lépe odpovědět na otázku vlivu klimatu. Nicméně nejdříve by bylo vhodné zjistit, zda je možné použitou metodiku zjednodušit, aby byla méně časově náročná, aniž by se snížila spolehlivost odhadu PPE.

9. Přehled citovaných zdrojů

9.1. Literatura

- Aaby, B. (1994). NAP percentages as an expression of cleared areas. *Paläoklimaforschung*, 12, 13–27.
- Abraham, V., & Kozáková, R. (2012). Relative pollen productivity estimates in the modern agricultural landscape of Central Bohemia (Czech Republic). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 179, 1–12.
- Abraham, V., Oušková, V., & Kuneš, P. (2014). Present-day vegetation helps quantifying past land cover in selected regions of the Czech Republic. *PloS One*, 9(6), e100117.
- Autio, J., & Hicks, S. (2004). Annual variations in pollen deposition and meteorological conditions on the fell Aakenustunturi in northern Finland: Potential for using fossil pollen as a climate proxy. *Grana*, 43(1), 31–47.
- Baker, A. G., Zimny, M., Keczynski, A., Bhagwat, S. a., Willis, K. J., & Latałowa, M. (2016). Pollen productivity estimates from old-growth forest strongly differ from those obtained in cultural landscapes: Evidence from the Bia owieza National Park, Poland. *The Holocene*, 26(1), 80–92.
- Beug, H.-J. (2004). Leitfaden der Pollenbestimmung für Mitteleuropa und angrenzende Gebiete. München.
- Broström, A., Nielsen, A. B., Gaillard, M.-J., Hjelle, K., Mazier, F., Binney, H., ... Sugita, S. (2008). Pollen productivity estimates of key European plant taxa for quantitative reconstruction of past vegetation: a review. *Vegetation History and Archaeobotany*, 17(5), 461–478.
- Broström, A., Sugita, S., & Gaillard, M.-J. (2004). Pollen productivity estimates for the reconstruction of past vegetation cover in the cultural landscape of southern Sweden. *The Holocene*, 3, 368–381.
- Bunting, M. J., Farrell, M., Broström, a., Hjelle, K. L., Mazier, F., Middleton, R., ... Twiddle, C. L. (2013). Palynological perspectives on vegetation survey: a critical step for model-based reconstruction of Quaternary land cover. *Quaternary Science Reviews*, 82, 41–55.
- Bunting, M. J., Gaillard, M.-J., Sugita, S., Middleton, R., & Broström, a. (2004). Vegetation structure and pollen source area. *The Holocene*, 14(5), 651–660.
- Bunting, M., Armitage, R., Binney, H., & Waller, M. (2005). Estimates of “relative pollen productivity” and “relevant source area of pollen” for major tree taxa in two Norfolk (UK) woodlands. *The Holocene*, 15(3), 459–465.
- Bunting, J. M., Twiddle, C. L., & Middleton, R. (2008). Using models of pollen dispersal and deposition in hilly landscapes: Some possible approaches. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 259(1), 77–91.
- Calcote, R. (1995). Pollen Source Area and Pollen Productivity: Evidence from Forest Hollows. *Journal of Ecology*, 83(4), 591–602.

- Callahan, H. S., Del Fierro, K., Patterson, A. E., & Zafar, H. (2008). Impacts of elevated nitrogen inputs on oak reproductive and seed ecology. *Global Change Biology*, 14(2), 285–293.
- Cundill, P. R. (1991). Comparisons of moss polster and pollen trap data: a pilot study. *Grana*, 30(2), 301–308.
- Currier, P. J., Kapp, R. O. (1974). Local and regional pollen rain components at Davis Lake, Montcalm County, Michigan. *Michigan Academician*, 7, 211–225.*
- Davis, M. B. (2000). Palynology after Y2K--Understanding the Source Area of Pollen in Sediments. *Annual Review of Earth & Planetary Sciences*, 28(1), 1–18.
- Duffin, K. I., & Bunting, J. M. (2008). Relative pollen productivity and fall speed estimates for southern African savanna taxa. *Vegetation History and Archaeobotany*, 17(5), 507–525.
- Eisenhut, G. (1961). Untersuchungen über die Morphologie und Ökologie der Pollenkörner heimischer und fremdländischer Waldbäume. Paul Parey, Hamburg.*
- Fægri, K., & Iversen, J. (1989). Textbook of pollen analysis. 4th edition. John Wiley and Sons. Chichester.
- Fyfe, R. M., Twiddle, C., Sugita, S., Gaillard, M. J., Barratt, P., Caseldine, C. J., ... Waller, M. (2013). The Holocene vegetation cover of Britain and Ireland: Overcoming problems of scale and discerning patterns of openness. *Quaternary Science Reviews*, 73, 132–148.
- Gaillard, M.-J., Sugita, S., Bunting, M. J., Middleton, R., Broström, A., Caseldine, C., ... Veski, S. (2008). The use of modelling and simulation approach in reconstructing past landscapes from fossil pollen data: a review and results from the POLLANDCAL network. *Vegetation History and Archaeobotany*, 17(5), 419–443.
- Giesecke, T. (2005). Holocene dynamics of the southern boreal forest in Sweden. *The Holocene*, 15(6), 858–872.
- Gregory, P. (1961). *The microbiology of the atmosphere. The microbiology of the atmosphere*. New York: Interscience Publishers.
- Groenman-van Waateringe, W. (1993). The effects of grazing on the pollen production of grasses. *Vegetation History and Archaeobotany*, 2(3), 157–162.
- Harrison, S. P., & Prentice, C. I. (2003). Climate and CO₂ controls on global vegetation distribution at the Last Glacial Maximum: analysis based on paleovegetation data, biome modelling and paleoclimate simulations. *Global Change Biology*, 9, 983–1004.
- Hicks, S. (2001). The use of annual arboreal pollen deposition values for delimiting tree-lines in the landscape and exploring models of pollen dispersal. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 117(1-3), 1–29.
- Hicks, S., Birks H.J.B. (1996). Numerical analysis of modern and fossil pollen spectra as a tool for elucidating the nature of fine-scale human activities in boreal areas. *Vegetation History and Archaeobotany*, 5(4), 257–272.
- Hjelle, K. L. (1998). Herb pollen representation in surface moss samples from mown meadows and pastures in western Norway. *Vegetation History and Archaeobotany*, 7, 79–96.

- Hjelle, K. L., Mehl, I. K., Sugita, S., & Andersen, G. L. (2015). From pollen percentage to vegetation cover: Evaluation of the Landscape Reconstruction Algorithm in western Norway. *Journal of Quaternary Science*, 30(4), 312–324.
- Chamberlain, A.C. (1975). The movement of particles in plant communities. In Monteith, J.L., editor, *Vegetation and the atmosphere 1*. New York: Academic Press, 155-203.*
- Jackson, S. T., & Kearsley, J. B. (1998). Quantitative composition of local forest representation in forest-floor pollen assemblages. *Journal of Ecology*, 86(3), 474–490.
- Jackson, S. T., & Williams, J. W. (2004). MODERN ANALOGS IN QUATERNARY PALEOECOLOGY: Here Today, Gone Yesterday, Gone Tomorrow? *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 32(1), 495–537.
- Jackson, S. T., Webb, T., Prentice, I. C., & Hansen, J. E. (1995). Exploration and calibration of pollen/vegetation relationships: a PC program for the extended R-value models. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 84(3-4), 365–374.
- Janssen C.R. (1966). Recent Pollen Spectra from the Deciduous and Coniferous-Deciduous Forests of Northeastern Minnesota : A Study in Pollen Dispersal. *Ecology*, 47(5), 804–825.
- Tolasz, R. et al. (2007). Atlas podnebí Česka. ČHMÚ Praha v koedici s UP Olomouc, Praha-Olomouc.
- Kolbek, J. a kol. (1999). Vegetace Chráněné krajinné oblasti a Biosférické rezervace Křivoklátsko, 1. Vývoj krajiny a vegetace, vodní, pobřežní a luční společenstva. Academia, Praha.
- Konnert, M., Bergmann, F., 1995. The geographical distribution of genetic variation of silver fir (*Abies alba*, Pinaceae) in relation to its migration history. *Plant Syst.Evol.* 196, 19–30.
- Kozáková, R., Šamonil, P., Kuneš, P., Novák, J., Kočár, P., & Kočárová, R. (2011). Contrasting local and regional Holocene histories of *Abies alba* in the Czech Republic in relation to human impact: Evidence from forestry, pollen and anthracological data. *The Holocene*, 21(3), 431–444.
- Li, Y., Bunting, M. J., Xu, Q., Jiang, S., Ding, W., & Hun, L. (2011). Pollen-vegetation-climate relationships in some desert and desert-steppe communities in northern China. *The Holocene*, 21(6), 997–1010.
- Li, Y., Nielsen, A. B., Zhao, X., Shan, L., Wang, S., Wu, J., & Zhou, L. (2015). Pollen production estimates (PPEs) and fall speeds for major tree taxa and relevant source areas of pollen (RSAP) in Changbai Mountain, northeastern China. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 216, 92–100.
- Lisitsyna, O. V., Hicks, S., & Huusko, A. (2012). Do moss samples, pollen traps and modern lake sediments all collect pollen in the same way? A comparison from the forest limit area of northernmost Europe. *Vegetation History and Archaeobotany*, 21(3), 187–199.
- Ložek V. (2011). Po stopách pravěkých dějů. O silách, které vytvářely naši krajinu. Dokořán, Praha
- Ložek V., Kubíková J., Špryňar P. a kol. (2005). Střední Čechy. In: Mackovčín P. a Sedláček M. (eds.): Chráněná území ČR, svazek XIII. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR a EkoCentrum Brno, Praha.
- Ložek, V. (1973). Příroda ve čtvrtohorách. Academia, Praha.

- Ložek, V. (2007). Zrcadlo minulosti. Dokořán, Praha
- Manten, A. A. (1967). Lennart von Post and the Foundation of Modern Palynology. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 1(1-4), 11–22.
- Marquer, L., Gaillard, M. J., Sugita, S., Trondman, A. K., Mazier, F., Nielsen, A. B., ... Seppä, H. (2014). Holocene changes in vegetation composition in northern Europe: Why quantitative pollen-based vegetation reconstructions matter. *Quaternary Science Reviews*, 90, 199–216.
- Matthias, I., & Giesecke, T. (2014). Insights into pollen source area, transport and deposition from modern pollen accumulation rates in lake sediments. *Quaternary Science Reviews*, 87, 12–23.
- Matthias, I., Nielsen, A. B., & Giesecke, T. (2012). Evaluating the effect of flowering age and forest structure on pollen productivity estimates. *Vegetation History and Archaeobotany*, 21(6), 471–484.
- Mazier, F., Broström, A., Gaillard, M.-J., Sugita, S., Vittoz, P., & Buttler, A. (2008). Pollen productivity estimates and relevant source area of pollen for selected plant taxa in a pasture woodland landscape of the Jura Mountains (Switzerland). *Vegetation History and Archaeobotany*, 17(5), 479–495.
- Moore, P. D., Webb, J. A., Colinson, M. E. (1991). Pollen Analysis. 2nd edition. Blackwell Science Ltd.
- Mulder, L. C., & Janssen, C. R. (1998). Application of Chernobyl caesium-137 fallout and naturally occurring lead-210 for standardization of time in moss samples : recent pollen – flora relationships in the Allga. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 103, 23–40.
- Nielsen, A. B., & Odgaard, B. V. (2004). The use of historical analogues for interpreting fossil pollen records. *Vegetation History and Archaeobotany*, 13(1), 33–43.
- Nielsen, A. B., Giesecke, T., Theuerkauf, M., Feeser, I., Behre, K. E., Beug, H. J., ... Wolters, S. (2012). Quantitative reconstructions of changes in regional openness in north-central Europe reveal new insights into old questions. *Quaternary Science Reviews*, 47, 131–149.
- Niemeyer, B., Klemm, J., Pestryakova, L. a., & Herzsuh, U. (2015). Relative pollen productivity estimates for common taxa of the northern Siberian Arctic. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 221, 71–82.
- Pardoe, H. S., Giesecke, T., Knaap, W. O., Svitavská-Svobodová, H., Kvavadze, E. V., Panajiotidis, S., ... Kalniņa, L. (2010). Comparing pollen spectra from modified Tauber traps and moss samples: examples from a selection of woodlands across Europe. *Vegetation History and Archaeobotany*, 19(4), 271–283.
- Pidek, I. a., Svitavská-Svobodová, H., Knaap, W. O., Noryskiewicz, A. M., Filbrandt-Czaja, A., Noryskiewicz, B., ... Gikov, A. (2010). Variation in annual pollen accumulation rates of Fagus along a N–S transect in Europe based on pollen traps. *Vegetation History and Archaeobotany*, 19(4), 259–270.
- Pokorný P. (2011). Zajímavé časy. Dokořán, Praha.
- Pokorný, P., & Kuneš, P. (2005). Holocene acidification process recorded in three pollen profiles from Czech sandstone and river terrace environments. *Ferrantia*, 44, 107–114.

- Poska, A., Meltsov, V., Sugita, S., & Vassiljev (2011). Relative pollen productivity estimates of major anemophilous taxa and relevant source area of pollen in a cultural landscape of the hemi-boreal forest zone (Estonia). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 167(1-2), 30–39.
- Prentice, I. C. (1985). Pollen Representation , Source Area , and Basin Size : Toward Unified Theory of Pollen Analysis a. *Quaternary Research*, 23, 76–86.
- Prentice, I. C., & Parsons, R. W. (1983). Maximum Likelihood Linear Calibration of Pollen Spectra in Terms of Forest Composition. *Biometrics*, 39(4), 1051–1057
- Prentice, I. C., & Webb, T. I. (1986). Pollen percentages, tree abundances and the Fagerlind effect. *Journal of Quaternary Science*, 1(1), 35–43.
- Räsänen, S., Hicks, S., & Odgaard, B. V. (2004). Pollen deposition in mosses and in a modified “Tauber trap” from Hailuoto, Finland: what exactly do the mosses record? *Review of Palaeobotany and Palynology*, 129(1-2), 103–116.
- Räsänen, S., Suutari, H., & Nielsen, A. B. (2007). A step further towards quantitative reconstruction of past vegetation in Fennoscandian boreal forests: Pollen productivity estimates for six dominant taxa. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 146(1-4), 208–220.
- Sádlo, J., Pokorný, P., Hájek, P., Dreslerová, D., Čílek, V. (2005). Krajina a revoluce. Malá Skála, Praha.
- Sanderson, J.L. (1958) The autecology of *Corylus avellana* (L.) in the neighbourhood of Sheffield with special reference to its regeneration. PhD thesis, The University of Sheffield, Sheffield.*
- Schwartz, M. W. (1989). Predicting tree frequencies from pollen frequency : an attempt to validate the R value method. *New Phytologist*, 112, 129–143.
- Sjögren, P., van der Knaap, W. O., Huusko, A., & van Leeuwen, J. F. N. (2008). Pollen productivity, dispersal, and correction factors for major tree taxa in the Swiss Alps based on pollen-trap results. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 152(3-4), 200–210.
- Soepboer, W., Sugita, S., & Lotter, A. F. (2010). Regional vegetation-cover changes on the Swiss Plateau during the past two millennia: A pollen-based reconstruction using the REVEALS model. *Quaternary Science Reviews*, 29(3-4), 472–483.
- Soepboer, W., Sugita, S., Lotter, A. F., van Leeuwen, J. F. N., & van der Knaap, W. O. (2007). Pollen productivity estimates for quantitative reconstruction of vegetation cover on the Swiss Plateau. *The Holocene*, 17(1), 65–77.
- Sugita, S. (1993). A Model of Pollen Source Area for an Entire Lake Surface. *Quaternary Research*, 39(2), 239–244.
- Sugita, S. (1994). Pollen Representation of Vegetation in Quaternary Sediments: Theory and Method in Patchy Vegetation. *Journal of Ecology*, 82(4), 881–897.
- Sugita, S. (2007a). Theory of quantitative reconstruction of vegetation I: pollen from large sites REVEALS regional vegetation composition. *The Holocene*, 17(2), 229–241.
- Sugita, S. (2007b). Theory of quantitative reconstruction of vegetation II: all you need is LOVE. *The Holocene*, 17(2), 229–241.

- Sugita, S., Gaillard, M.-J., & Broström, A. (1999). Landscape openness and pollen records: a simulation approach. *The Holocene*, 9(4), 409–421.
- Sugita, S., Parshall, T., Calcote, R., & Walker, K. (2010). Testing the Landscape Reconstruction Algorithm for spatially explicit reconstruction of vegetation in northern Michigan and Wisconsin. *Quaternary Research*, 74(2), 289–300.
- Sutton, O. G., (1953). *Micrometeorology: a study of physical processes in the lowest layers of Earth's atmosphere*. New York, McGraw-Hill.
- Svoboda, P. (1952). *Nauka o lese*. Přírodovědecké nakladatelství, Praha.
- Tauber, H. (1965) Differential pollen dispersion and the interpretation of pollen diagrams. *Danmarks Geologiske Undersøgelse*, 2, 89.*
- Tauber H. (1967). Investigations of the mode of pollen transfer in forested areas. *of Palaeobotany and Palynology*, 3, 277-286.
- Theuerkauf, M., Kuparinen, a., & Joosten, H. (2012). Pollen productivity estimates strongly depend on assumed pollen dispersal. *The Holocene*, 23(1), 14–24.
- Twiddle, C. L., Jones, R. T., Caseldine, C. J., & Sugita, S. (2012). Pollen productivity estimates for a pine woodland in eastern Scotland: The influence of sampling design and vegetation patterning. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 174, 67–78.
- Úradníček L., Maděra P., Kolibáčová S., Koblížek J., Šefl J. (2001). *Dřeviny České Republiky*. Matice Lesnická s r. o. Písek pro Mendelovu lesnickou a zemědělskou univerzitu v Brně, Písek.
- Vera, F. W. M. (2000). *Grazing ecology and forest history*. Wallingford, UK: CABI Publishing.
- Volařík, D., & Hédli, R. (2013). Expansion to abandoned agricultural land forms an integral part of silver fir dynamics. *Forest Ecology and Management*, 292, 39–48.
- Von Post, L., 1916. Einige südschwedischen Quellmoore. *Bull. Geol. Inst. Univ. Upsala*, 15, 219-278.*
- Von Stedingk, H., Fyfe, R. M., & Allard, A. (2008). Pollen productivity estimates from the forest--tundra ecotone in west-central Sweden: implications for vegetation reconstruction at the limits of the boreal forest. *The Holocene*, 18(2), 323–332.
- Webb, T., Howe, S. E., Bradshaw, R. H. W., & Heide, K. M. (1981). Estimating plant abundances from pollen percentages: The use of regression analysis. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 34(3-4), 269–300.

Sekundární citace jsou označeny *.

9.2. Internetové zdroje

Euforgen 2015 [online]. European Forest Genetic Resources Programme, Distribution Maps. [cit. 15-9-9]. Dostupné z WWW: <http://www.euforgen.org/distribution-maps/>

CHKO Křivoklátsko 2015 [online]. AOPK ČR. [cit. 15-10-30]. Dostupné z: <http://krivoklatsko.ochranaprirody.cz/>

Europarc 2015. [online]. Agentura ochrany přírody a krajiny v České Republice. [cit. 15-10-30]
Dostupné z: http://www.cittadella.cz/europarc/index.php%3Fp%3Dindex%26site%3DCHKO_krivoklatsko_cz#

CHKO Křivoklátsko –lesnictví 2015. [online]. AOPK ČR. [cit. 15-10-30]. Dostupné z: <http://krivoklatsko.ochranaprirody.cz/charakteristika-oblasti/lesnictvi/>

Pylová služba 2016. [online]. Česká iniciativa pro astma. [cit. 16-3-24]. Dostupné z: http://www.pylovasluzba.cz/dokumenty/pylovy_kalendar2.pdf

Odhad stáří stromů 2014. [online]. [cit. 16-4-14]. Dostupné z: http://www.velkykluk.cz/ruzne/urcovani_stari_stromu/index.htm

Maximum likelihood 2012. [online]. [cit. 16-4-15]. Dostupné z: <http://homel.vsb.cz/~bri10/Teaching/Statistika%201/Kapitola%2012.pdf>

Temperatur 2016. [online]. [cit. 16-4-30]. Dostupné z: <http://www.beste-reisezeit.org/pages/europa/deutschland/juli.php>

Přílohy

Crackles project: 0-10m recording sheet

Date:

Recorders:

Site:

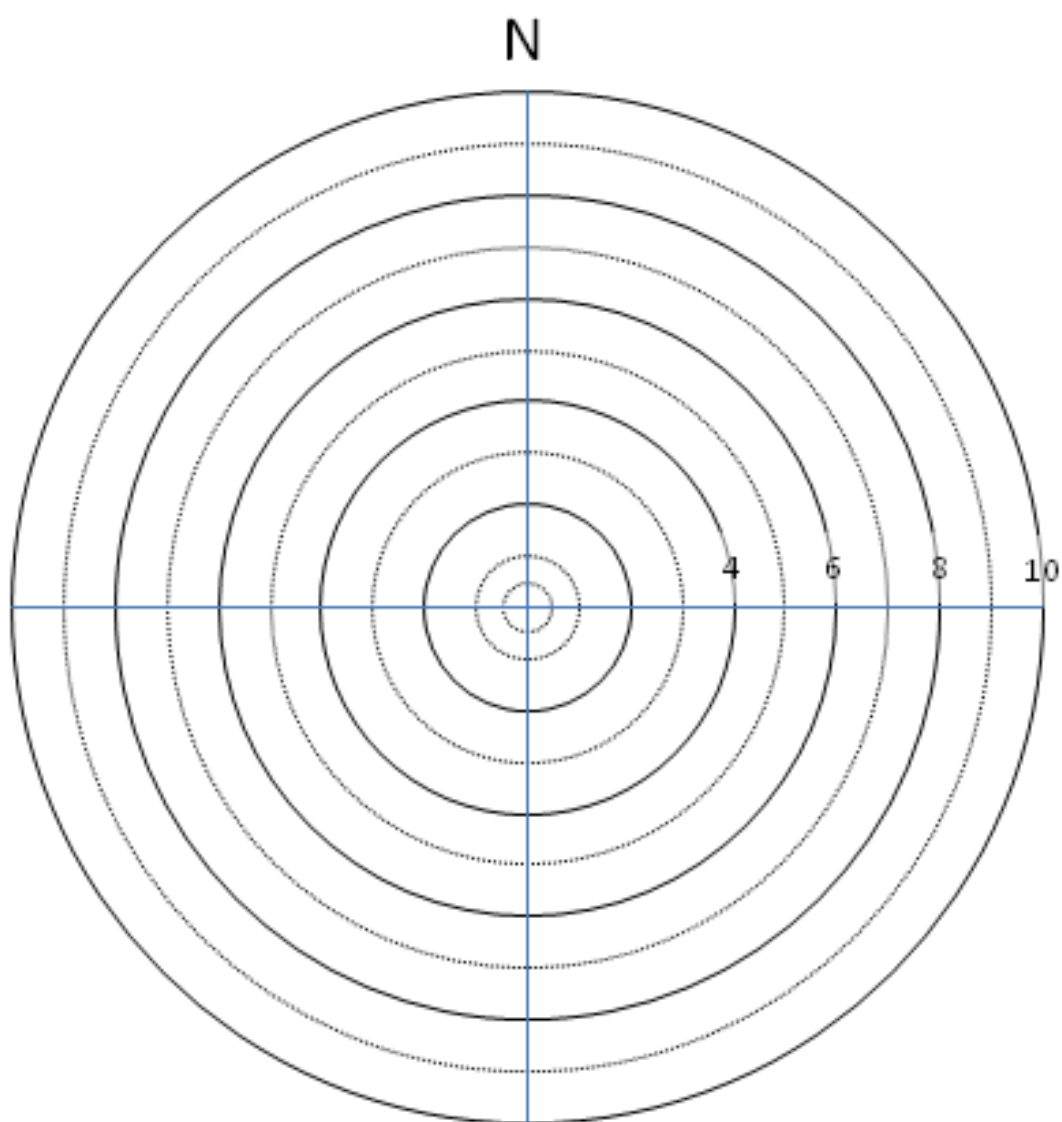
Sample number:

Sample type: Sphagnum/other moss/soil

GPS coordinates:

Reference photographs taken?

Map any tree canopies onto the plot below, and label each with their species



Obrázek 23 Zápisový arch určený k zakreslování polohy a rozlohy korun dřevin a záznamu příslušnosti dané koruny ke konkrétnímu druhu

Crackles project: 0-10m recording sheet

Date: 24.9.19

Recorders: P. FORTOVÁ

Site: 26

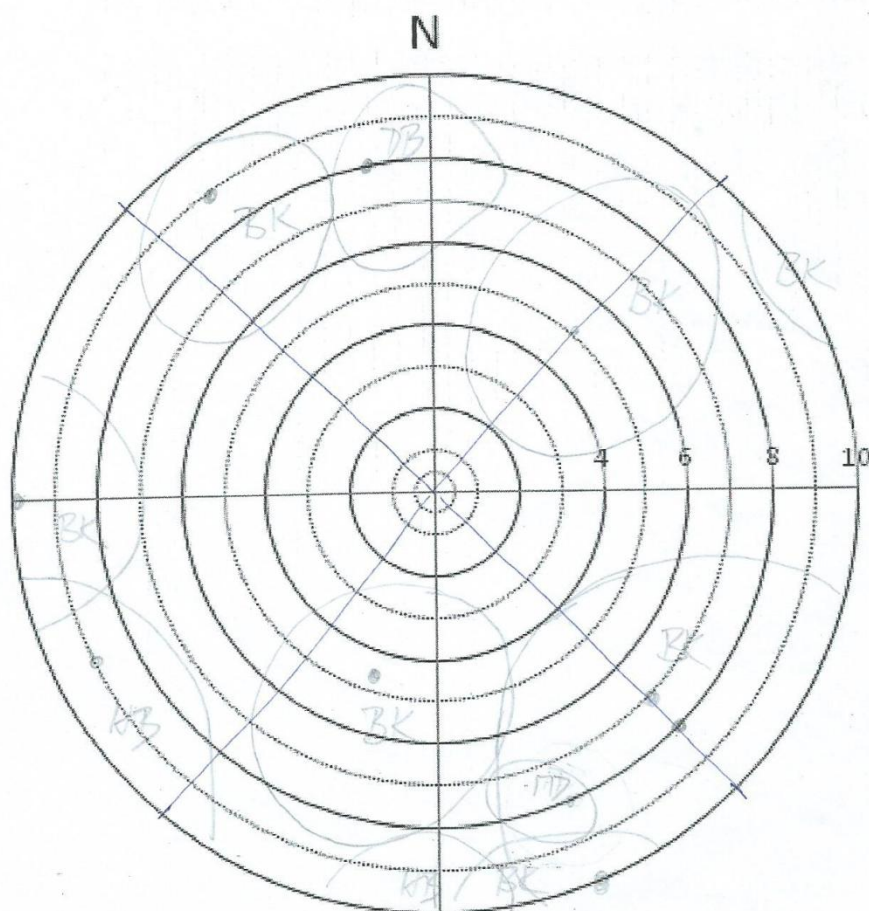
Sample number: 14N
= 26

Sample type: Sphagnum/other moss/soil

GPS coordinates:

Reference photographs taken?

Map any tree canopies onto the plot below, and label each with their species



NOTES:

Obrázek 24 Příklad zakreslování dřevinné vegetace od 0,5 m do 10 m do zápisového archu. Tečky představují přibližné umístění kmenů a elipsy koruny. Koruny byly zaznamenávány s ohledem na reálnou velikost a umístění od středu lokality. Každá koruna je označena zkratkou druhu/rodu (zde: BK=Buk lesní, DB=Dub, HB=Habr obecný, MD=Modřín opadavý)